

ONTOGENETISCHE STUDIEN AN MYRTALES-BLÜTEN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu
München

vorgelegt von
Barbara Mayr
aus Augsburg

Juni 1968

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. MERXMÜLLER

2. Berichterstatter: Prof. Dr. M. ZENK

Tag der mündlichen Prüfung: 26. 6. 1968



Sonderabdruck aus „Botanische Jahrbücher“, Bd. 89, Heft 2, 1969

Bot. Jb.	89	2	210—271	Stuttgart, 28. Mai 1969
----------	----	---	---------	-------------------------

Ontogenetische Studien an Myrtales-Blüten

Von **Barbara Mayr**

Mit 75 Abbildungen und 1 Tabelle im Text

Inhalt		Seite
I. Einleitung		211
Material und Methode		212
Zur Terminologie		212
Abkürzungen		213
II. Beschreibender Teil		213
Lythraceae		213
1. <i>Rotala rotundifolia</i> (ROXB.) KOEHNE		213
2. <i>Decodon verticillatus</i> (L.) ELL.		215
3. <i>Lythrum virgatum</i> L.		227
4. <i>Lagerstroemia indica</i> L.		228
Punicaceae		231
5. <i>Punica granatum</i> L.		231
Onagraceae		233
6. <i>Ludwigia elegans</i> (CAMB.) HARA		233
7. <i>Ludwigia arcuata</i> WALT.		234
8. <i>Ludwigia natans</i> ELL.		235
9. <i>Ludwigia palustris</i> (L.) ELL.		235
10. <i>Oenothera biennis</i> L.		236
11. <i>Epilobium angustifolium</i> L.		237
12. <i>Clarkia elegans</i> DOUGL.		239
13. <i>Gaura biennis</i> L.		240
14. <i>Fuchsia gracilis</i> LINDL.		241
15. <i>Circaea lutetiana</i> L.		242
Myrtaceae		243
16. <i>Melaleuca hypericifolia</i> SM.		243
17. <i>Eugenia myrtifolia</i> SIMS.		245
18. <i>Myrtus communis</i> L.		247
19. <i>Campomanesia thea</i> GILG & STRAUSS		248
III. Vergleichender Teil		249
1. Die Blütenhülle		249
Kelch und Außenkelch		249
Petalen-Entwicklung		251
2. Das Androeceum		254
Sekundär polyandrisches Androeceum		254
Obdiplostemonies Androeceum		259
Stamen-Petalum-Komplex		261
3. Das Gynoeceum		261
IV. Systematischer Teil		263
V Zusammenfassung		267
Summary		268
Literaturverzeichnis		269

I. Einleitung

Die in den letzten Jahren neu entwickelten Blütentheorien (CROIZAT 1962, MELVILLE 1962, MEEUSE 1966, GRASSL 1967) verdeutlichen, wie wenig über die Entstehungsgeschichte der reproduktiven Organe der Angiospermen bis heute bekannt geworden ist. Jede Deutung weist ebenso auf die zahlreichen Lücken in der Kenntnis der Ontogenese rezenter Blütenformen hin. Die aus der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts stammenden, nahezu umfassenden Standardwerke der Blütenmorphologie von PAYER (1857) und EICHLER (1875 bis 1878) sind bis heute unerreicht. Sie dienen jedoch meist nur mehr als Arbeitsgrundlagen, da unsere verbesserten optischen und technischen Möglichkeiten eine Verfeinerung der Beobachtungen, ein tieferes Verständnis der Ontogenese der Blütenorgane, ihrer Stellung am Knospenscheitel und ihrer histogenetischen Differenzierung erlauben.

Als Folge dieser Entwicklung erschienen in den letzten Jahren zahlreiche ontogenetische Blütenstudien. Ihre Ergebnisse lieferten wertvolle Beiträge zur Klärung allgemein morphologischer Probleme, wie z. B. zur Frage nach dem Wesen der Obdiplostemonie (LEINS 1964 a, ECKERT 1966, GELIUS 1967), nach der Natur des Perianths (HIEPKO 1965, LEINFELLNER 1965) oder nach der Entstehung des unterständigen Fruchtknotens (LEINFELLNER 1954, SARKANY 1962). Zum Teil ließen sich die Befunde dieser Arbeiten auch taxonomisch auswerten; als Beispiel sei nur die Eingliederung von *Ribes* in die Saxifragaceae (GELIUS 1967) oder die Abtrennung von *Coris* aus dem Bereich der Primulales (SATTLER 1962) erwähnt. Als ein systematisch besonders wichtiges, ontogenetisches Merkmal bezeichnete CORNER (1946) die Anlagerichtung des Androeceums. Untersuchungen, die diese Frage berücksichtigen (HIEPKO 1964, ENDRESS 1967, MERXMÜLLER & LEINS 1967) konnten zum Teil die Ergebnisse anderer Forschungsrichtungen bestätigen oder regten — bei abweichender Entwicklung — zu einer erneuten Überprüfung der übrigen Daten an und führten in einigen Fällen auch zu einer Umgruppierung.

Besonders interessante Befunde bieten ontogenetische Untersuchungen der Gruppen, die durch den Besitz mehr ursprünglicher Merkmale ausgezeichnet sind. Eine Bearbeitung der Myrtales s. l. verspricht weitere Aufschlüsse zu allgemein morphologischen und taxonomischen Fragen, da sich diese Familiengruppe durch große Vielfalt in der Ausbildung des Androeceums auszeichnet; sie umfaßt haplostemone, diplostemone, obdiplostemone und polyandrische Formen.

Die Untersuchungen für die vorliegende Arbeit beschränkten sich auf vier Familien, die Lythraceae, Punicaceae, Onagraceae und Myrtaceae. Innerhalb dieser Sippen blieben zygomorphe, also stärker abgeleitete Gattungen unberücksichtigt. Besonderer Wert wurde vor allem auf eine möglichst genaue Analyse der frühen Blütenentwicklungen gelegt, die in ausführlichen Beschreibungen und durch zahlreiche Abbildungen erläutert werden. Im vergleichenden

Abschnitt dieser Arbeit, der sich ausschließlich auf die Untersuchungsbefunde stützt, wird versucht diese Daten theoretisch auszuwerten. Die Ergebnisse werden im systematischen Teil zu Merkmalskomplexen anderer Forschungsrichtungen in Relation gesetzt.

Für Themenstellung, großzügige Unterstützung und mannigfache nützliche Hinweise bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. MERXMÜLLER, zu tiefem Dank verpflichtet. Herzlich danken möchte ich auch Herrn Dr. P. LEINS, der diese Arbeit durch eine geduldige Einführung in die Methodik und durch wertvolle Diskussionen förderte, und ganz besonders meinen Eltern, deren Verständnis und Unterstützung mir dieses Studium ermöglichten.

Material und Methode

Der Großteil der untersuchten Knospen stammt von Pflanzen aus den Gewächshäusern und dem Freiland des Botanischen Gartens München. *Circaea lutetiana* wurde in der Nähe von Gauting (bei München), *Lagerstroemia indica* in Lana bei Meran (Südtirol) gesammelt. Für die Beschaffung der Knospen von *Punica granatum* aus Elche (Spanien) bin ich den Herren Prof. Dr. H. MERXMÜLLER und Dr. F. OBERWINKLER zu Dank verpflichtet.

Die Fixierung des Materials erfolgte mit FAA, einem Formalin-Alkohol-Eisessig-Gemisch. Zur Einbettung wurde Paraffin und besonders auch Paraplast verwendet. Die Dicke der mit einem Serienschmittmikrotom der Fa. Jung, Heidelberg, hergestellten Schnitte betrug 5—10 (—20) μ . Zur Färbung diente Hämatoxylin nach DELAFIELD. Intensiver angefärbte Stellen sind in den Übersichtszeichnungen punktiert, Leitbündel gestrichelt wiedergegeben. Spezielle Ausbildungen im Blütengewebe, wie Behaarung, Raphidenbündel und Harzkanäle bleiben zu Gunsten der Übersichtlichkeit unberücksichtigt.

Zur Terminologie

Die histologischen Daten werden im folgenden mit den von v. GUTTENBERG (1960) vorgeschlagenen Termini beschrieben. Die beiden äußersten Schichten des Blütenscheitels tragen demnach die Bezeichnungen Dermatogen (erste Schicht) und Subdermatogen (zweite Schicht); darunter liegt das Zentralmeristem.

Schon TAKHTAJAN (1959, p. 106) wies darauf hin, daß die Bezeichnung „unterständiger Fruchtknoten“ nur rein beschreibend gebraucht werden darf, da das Gynoeceum in jedem Fall morphologisch oberständig ist. Der Ausdruck „unterständig“ wird in dieser Arbeit trotzdem deskriptiv weiterverwendet, da TAKHTAJANS Änderungsvorschlag — „angewachsener Fruchtknoten“ — eine häufig unklare, meist aber anfechtbare Auffassung der Entwicklungsgeschichte verspiegelt.

Der uneinheitliche Gebrauch der Ausdrücke „Blütenröhre“, „Kelchtubus“, „Receptaculum“, „Hypanthium“ ist bekannt (BONNER 1948, BAEHNI &

BONNER 1949, PARKIN 1955, DOUGLAS 1957, TAKHTAJAN 1959). Auch die von EGLER (1951) geprägte Bezeichnung „Androperianthröhre“, die zwar die Verhältnisse deutlicher wiedergibt, unterstellt eine bestimmte Bildungsweise. Daher soll der neutrale Ausdruck „Blütenboden“ den verlängerten Gewebeabschnitt zwischen dem Fruchtknoten und den übrigen Blütenorganen bezeichnen.

Abkürzungen

Ak	Außenkelch	Ste	Einzelstamen
C	Karpell	Stp	epipetales Staubblatt
D	Diskus	Sts	episepales Staubblatt
P	Petalum	Sw	Sepalenverwachsungswulst,
S	Sepalum		intersepaler Bereich
Stb	Staminalbündel	T	Tragblatt

II. Beschreibender Teil

Lythraceae

1. *Rotala rotundifolia* (ROXB.) KOEHNE

Die tetrameren Blüten stehen dekussiert in den Achseln der brakteosen Tragblätter und bilden eine traubige, reichblütige Infloreszenz. Der kurze Blütenstiel trägt dicht unterhalb der Knospe zwei gegenständige, sehr zarte Vorblätter. Die Aestivation des Kelches ist klappig, die der Kronblätter in jungen Stadien offen, später unregelmäßig. Die Blüten sind haplostemon ($A 4 + O$), die Staubblätter stehen episepal.

Am konvexen Infloreszenzspitze zeigt sich eine deutliche Differenzierung in zwei äußere Zellreihen und ein zentrales Meristem, in dem periklin und antiklin gestellte Wände vorkommen; Dermatogen und Subdermatogen dagegen teilen sich nur antiklin.

Die Tragblattprimordien, die als erste Organe an den Flanken des Infloreszenzspitzels abgegliedert werden, sind ausschließlich aus den beiden Außenschichten aufgebaut: Einige periklin geteilte Zellen des Subdermatogens wölben die Anlage empor. Die zweite Zellschale baut auch später entscheidend die Organe auf, das Dermatogen folgt dem Längenwachstum durch zahlreiche antikline Teilungen. Zellen des zentralen Meristems scheinen auch in älteren Stadien sich nicht an der Bildung der Tragblätter zu beteiligen.

Einen entsprechenden Entwicklungsgang erfahren auch die beiden Vorblätter, deren Wachstum jedoch rascher zum Stillstand kommt.

Der junge Blütenvegetationspunkt in der Achsel eines Tragblattes zeigt folgende histologische Differenzierung: Zentrales Meristemgewebe wird von zwei mehr oder weniger geschlossenen Außenschichten umgeben, die zweite Lage erscheint an den Flanken des Primordiums stärker aufgegliedert.

Die Anlage des Kelches geht vom Subdermatogen aus. Seine Histo-

genese läßt sich nach medianen Längsschnitten folgendermaßen beschreiben (Abb. 1): Meist spaltet sich nur eine Zelle periklin auf (selten zwei). In den Derivaten dieser Zelle werden nur Querwände eingezogen. Das Sepalum bleibt also in der Regel drei Zellreihen stark; ganz an der Blattbasis erscheint das Subdermatogen mehrschichtig (vgl. Abb. 3, 4).

Bald nach der Ausbildung des Kelches werden zwischen den Einzelprimordien, von denen zwei median, zwei transversal stehen, in der zweiten Außenlage Querwände ausgebildet (Abb. 2). Der schmale Bereich zwischen den Sepalen beginnt congenital mit in die Höhe zu wachsen und bildet mit den Kelchanlagen einen gemeinsamen Tubus. Das Zellmaterial für diesen Wulst besteht hauptsächlich aus subdermatogenen Zellen; tiefere Schichten nehmen am Aufbau nicht teil, doch die Basisfläche dieses Abschnittes erscheint auf Längsschnitten — im Vergleich zu entsprechenden Kelchstadien — wesentlich breiter (vgl. Abb. 5, 6, 7). Die vier gleichzeitig auftretenden Staubblattprimordien sind mit deutlichem Knick gegen den noch immer konvex gewölbten Blütenscheitel abgesetzt (Abb. 3). Ihre Initialteilungen finden wieder in der zweiten Außenschicht statt: Einige Zellen strecken sich zunächst radial und teilen sich dann periklin. Das weitere Wachstum dieser Anlagen wird durch zahlreiche Teilungen der Subdermatogenzellen in verschiedenen Richtungen erreicht. Die erste Außenlage bildet nur antiklin gestellte Wände aus, zentrales Meristem ist nicht beteiligt. Die halbrunden Höcker, die auf diese Weise rasch konische Gestalt annehmen, stehen vor den Kelchanlagen, also episepal (Abb. 4).

Der verbleibende Rest des gewölbten Blütenscheitels flacht sich nach der Staubblattanlage sehr bald ab. Ursache dafür sind perikline Teilungen im Subdermatogen, die besonders in den randlich abfallenden Zonen der Meristemkalotte auftreten (vgl. Abb. 5). Weitere Teilungen in der zweiten Außenlage in diesem Bereich führen zur Ausbildung eines sehr flachen Ringwalles, aus dem sich die Spitzen der Karpelle abgliedern; sie treten epipetal auf. Die Plazenten des später vierfächerigen Fruchtknotens werden zentralwinkelständig angelegt.

Nach Abflachung des Blütenscheitels, doch vor der Ausbildung des Ringwallstadiums, fallen einige stärker angefärbte Zellen an der Innenseite des intersepalen Wulstes auf (Abb. 5). Sie erscheinen knapp unterhalb des Randes der entstandenen Röhre, von der die freien apikalen Abschnitte der Kelchblätter aufragen. Durch perikline Teilungen im Subdermatogen werden Primordien vorgewölbt, die die Spitzen der Petalen darstellen. Am weiteren Aufbau dieser auch in älteren Stadien sehr zarten Anlagen nehmen nur die beiden Außenschichten teil. Die Wachstumsrichtung dieser zuletzt ausgebildeten Organe verläuft schräg nach oben (Abb. 6 a, b).

In älteren Knospen, in denen die Blütenglieder schon weitgehend ausdifferenziert sind, beginnt sich der Gewebeabschnitt zwischen Gynoeceum und Staubblättern etwas zu strecken; beide Anlagenkreise rücken auseinander. Durch antikline Teilungen, besonders in den beiden Außenschichten, verlängert sich der Blütenboden nur gering (Abb. 7).

2. *Decodon verticillatus* (L.) ELL.

In den Achseln von Laubblättern, die zu zweien oder mehreren wirtelig stehen, entwickeln sich mehrblütige, dichasiale Teilinfloreszenzen. Die gestielten Knospen werden von einem Tragblatt und zwei gegenständigen, adossierten Vorblättern umschlossen. Die Brakteen sind mehrfach fertil und tragen in ihren Achseln ein bis zwei weitere, serial angeordnete Blüten, deren Größe zentrifugal rasch abnimmt. Diese Bildung kann sich bei den „Vorblattknospen“ in abgeschwächtem Maße wiederholen.

Die meist fünfzähligen Blüten (Schwankungen zwischen 4—6zählig, KOEHNE 1885 und eigene Untersuchungen) sind so orientiert, daß stets ein Kelchblatt in der oberen Medianen steht. Ein Fruchtblatt des dreifächerigen Gynoeceums mit zentralwinkelständiger Plazentation wird meist adaxial (KOEHNE 1885) ausgebildet. Das zweikreisige Androeceum erscheint — entgegen KOEHNES Ansicht — stark obdiplostemon.

Der junge Blütenvegetationspunkt wird in der Achsel eines schon erstarkten Tragblattes ausgebildet. Histologisch besteht er aus Zentralmeristem, das keilförmig die Anlage emporwölbt und von deutlich geschichtetem Subdermatogen und Dermatogen umkleidet wird. Durch lebhaft anti- und perikline Teilungen in tieferen Zellschichten — gelegentlich auch in der zweiten Außenlage — vergrößert sich das Primordium und erstarkt zu einem kräftigen, leicht konvexen Sockel mit $\pm$ runder Querschnittfläche.

Als erste Blütenorgane werden die Kelchprimordien annähernd gleichzeitig ausdifferenziert: Perikline Teilungen im Subdermatogen wölben fünf getrennte Höcker empor, die das nur antiklin aufgespaltene Dermatogen (Abb. 10) umhüllt. Die Grundfläche des Blüten Scheitels erscheint dadurch $\pm$ eben und stumpf fünfeckig. Die Ecken dieses Pentagons werden von den Sepalenhöckern gebildet, die sich erst bei weiterer Entwicklung blattartig verschmälern; das Fünfeck steht dann auf der Spitze, die Phyllome formen die Seitenflächen.

Zwischen den Kelchprimordien treten sehr bald perikline Teilungen unter dem Dermatogen auf (Abb. 11). Dadurch wächst auch der schmale intersepale Abschnitt in die Höhe und bildet congenital mit den Nachbarorganen eine gemeinsame Röhre. In ihrem basalen Bereich treten vermutlich auch Zellen des Zentralmeristems mit hinzu.

Die Kelchspitze wächst zunächst wesentlich rascher als der Tubus. Verstärkte subapikale Teilungstätigkeit an der Außenflanke der Sepalen führt zu einer starken Krümmung der freien Blattabschnitte zum Blütenmittelpunkt hin. Die aufrecht bleibenden Phyllomenden neigen kegelförmig zusammen; ihre Epidermiszellen werden frühzeitig papillös und sind in alten Stadien stark bräunlich gefärbt.

Das Kelchwachstum erschöpft sich rasch, der Tubus-Abschnitt bleibt kurz. Zu dem Zeitpunkt, an dem die hyponastische Krümmung der Sepalen einsetzt, erfahren die Buchten zwischen den einzelnen Phyllomen einen ver-

Abbildungserklärungen

Abb. 1—7. *Rotala rotundifolia*.

Längsschnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien in natürlicher Lage zur Hauptachse angeordnet.

Abb. 1, 3, 4, 7 mediane,

Abb. 2, 5, 6 diagonale Längsschnitte.

Abb. 6 b. Zelliger Ausschnitt aus 6 a.

Abb. 8—15. *Decodon verticillatus*.

Abb. 8, 10—15. Längsschnitte durch verschiedene Alterstufen mit zellulären Ausschnitten (b). Abb. 13 stellt eine serielle Nebenknospe dar, die daher kleiner ist als die ungefähr entwicklungsgleiche Terminalknospe (Abb. 14).

Abb. 9. Ausschnitte einer Querschnittserie, von unten (a) nach oben.

Abb. 16—18. *Lythrum virgatum*.

Mediane (16, 18) und transversale (17) Längsschnitte durch verschieden alte Knospen mit zellulären Ausschnitten.

Abb. 19—25, 27. *Lagerstroemia indica*.

Abb. 19, 22, 23, 25. Längsschnitte durch den intersepalen Bereich (a Übersichtsbild; m mediane; t tangentielle Schnitte einer Serie; b zellige Ausschnitte).

Abb. 20. Halbschematischer Querschnitt durch eine sehr junge Knospe mit beginnender Aufwölbung der epipetalen Staubblattbündel.

Abb. 21. Episepale Staubblattregion.

Abb. 24. Ausschnitte einer Querschnittserie durch ein epipetales Staubblattbündel einer jungen Knospe.

Abb. 27. Querschnitt durch eine alte Knospe in Höhe der Staubblattkreise; epipetale und episepale Stamina wurden zur Übersicht unterschiedlich stark punktiert.

Abb. 28—31. *Punica granatum*.

Längsschnitte durch unterschiedlich alte Entwicklungsstadien mit zellulären Ausschnitten (b), die aus Platzgründen nicht ganz in der natürlichen Lage angeordnet werden konnten.

Abb. 32—35. *Ludwigia elegans*.

Abb. 32—34. Diagonalschnitte durch den Bereich des Stamen-Petalum-Komplexes in verschieden alten Knospen mit zellulären Ausschnitten (b).

Abb. 35. Ausschnitte verschiedener Querschnittserien in unterschiedlicher Höhe.

Abb. 36—38. *Ludwigia arcuata*.

Diagonale Längsschnitte durch verschieden weit entwickelte Knospenstadien.

Abb. 38 b. Ausschnitt aus dem Diskusgewebe.

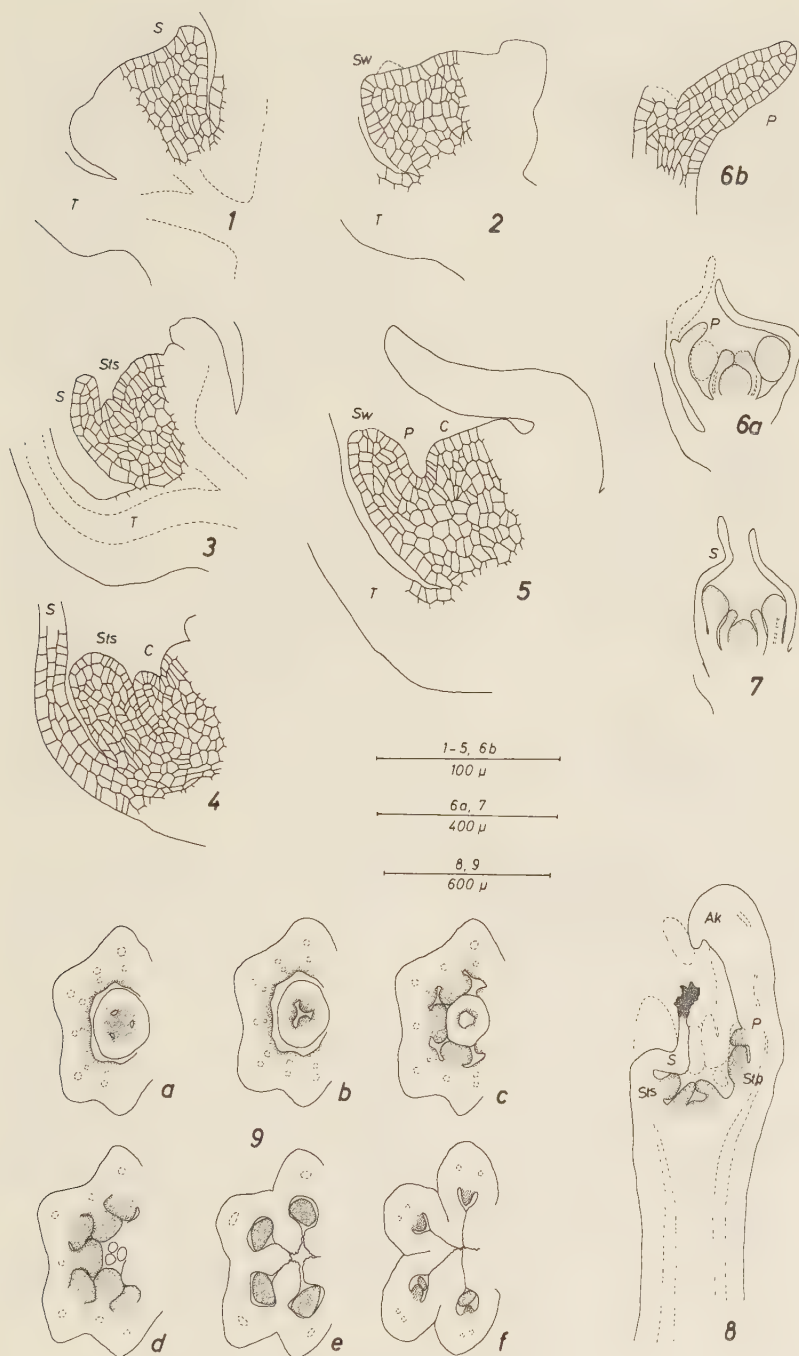
Abb. 39, 40. *Ludwigia natans*.

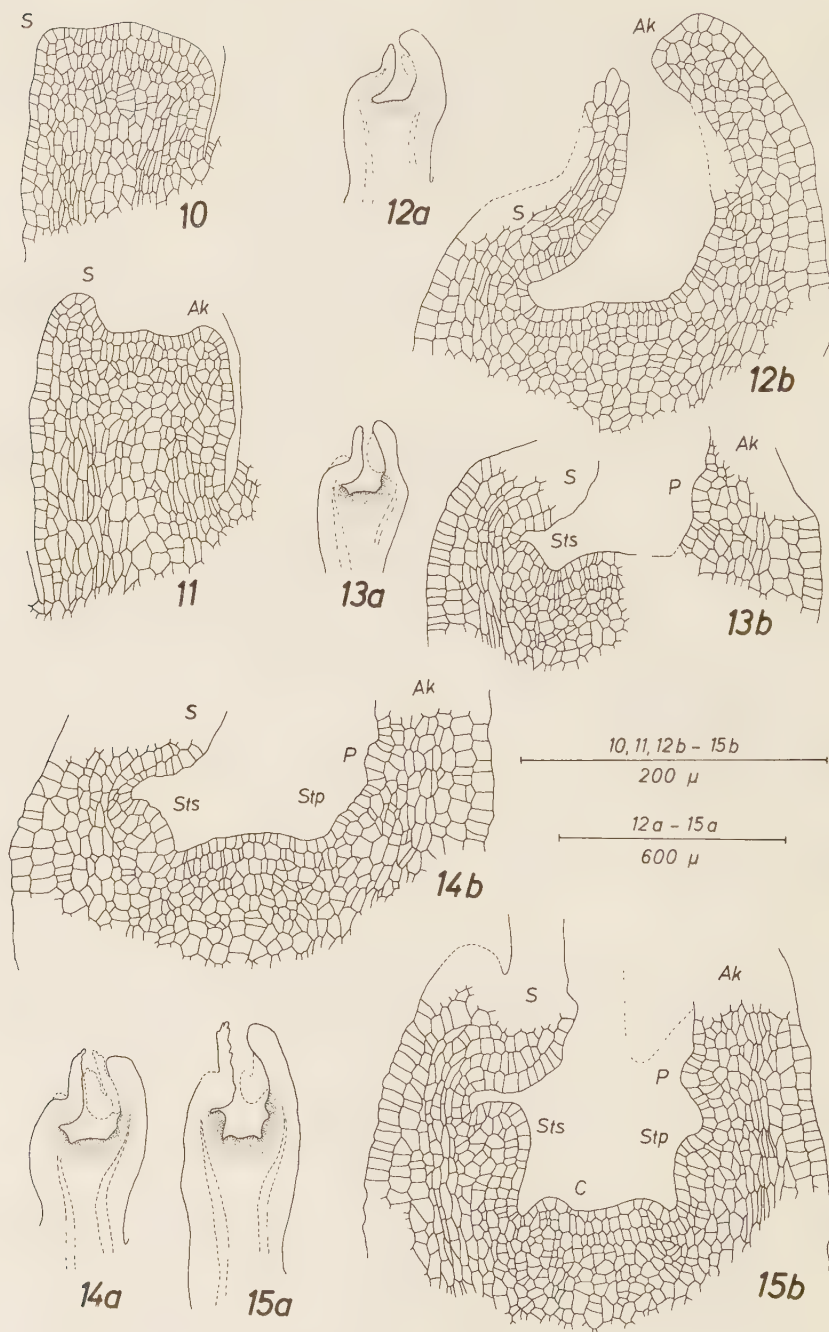
Diagonale Längsschnitte durch die Kronblattregion mit zellulären Ausschnitten (b).

Abb. 41, 42. *Ludwigia palustris*.

Abb. 41 (a, b). Medianschnitt durch den Staubblattbereich.

Abb. 42 (a, b). Diagonalschnitt durch den intersepalen Bereich einer älteren Knospe.

Abb. 1—7. *Rotala rotundifolia*.

Abb. 8—15. *Decodon verticillatus*.

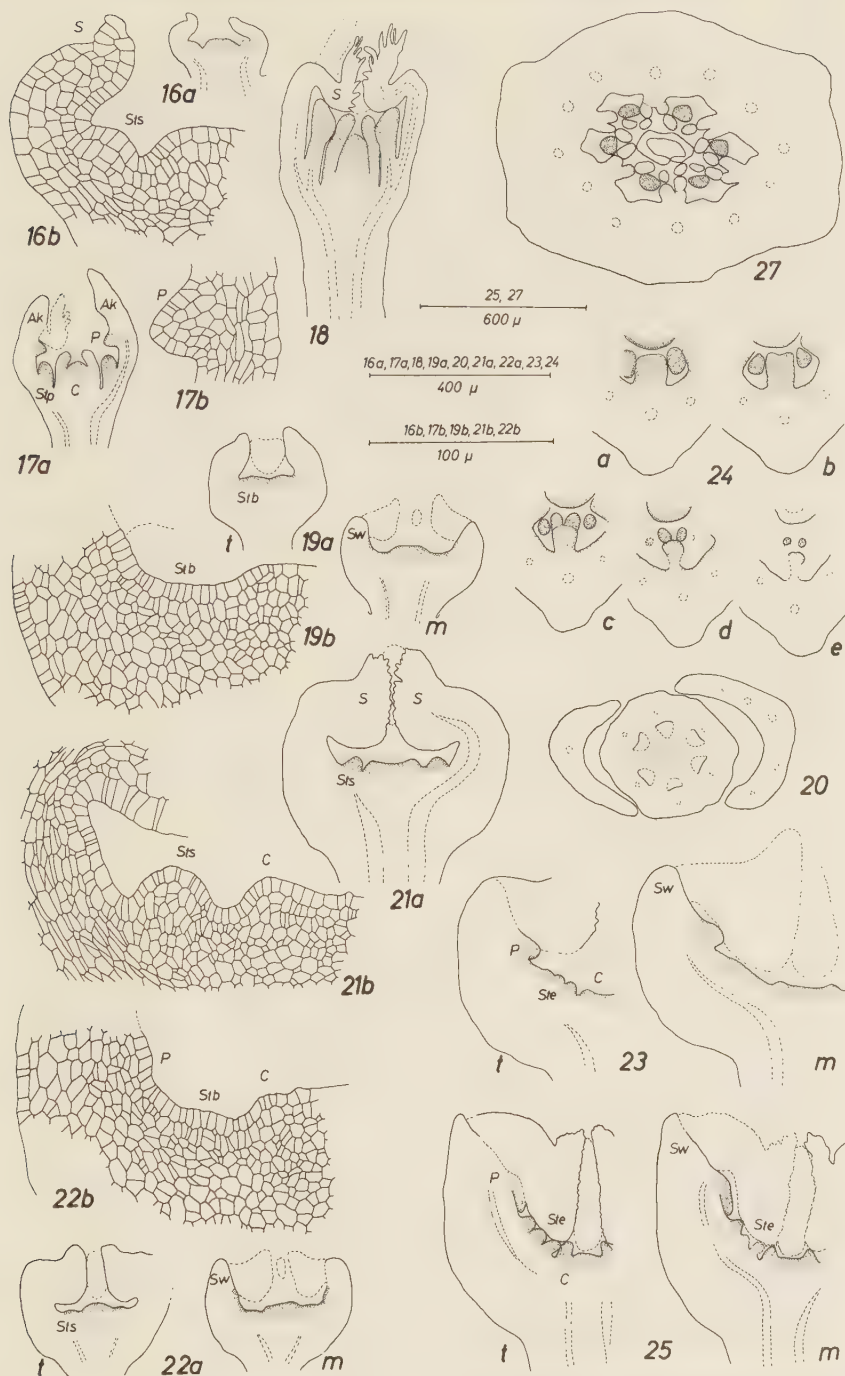
Abb. 16–18. *Lythrum virgatum*.Abb. 19–25, 27. *Lagerstroemia indica*.



Abb. 28—31. *Punica granatum*.

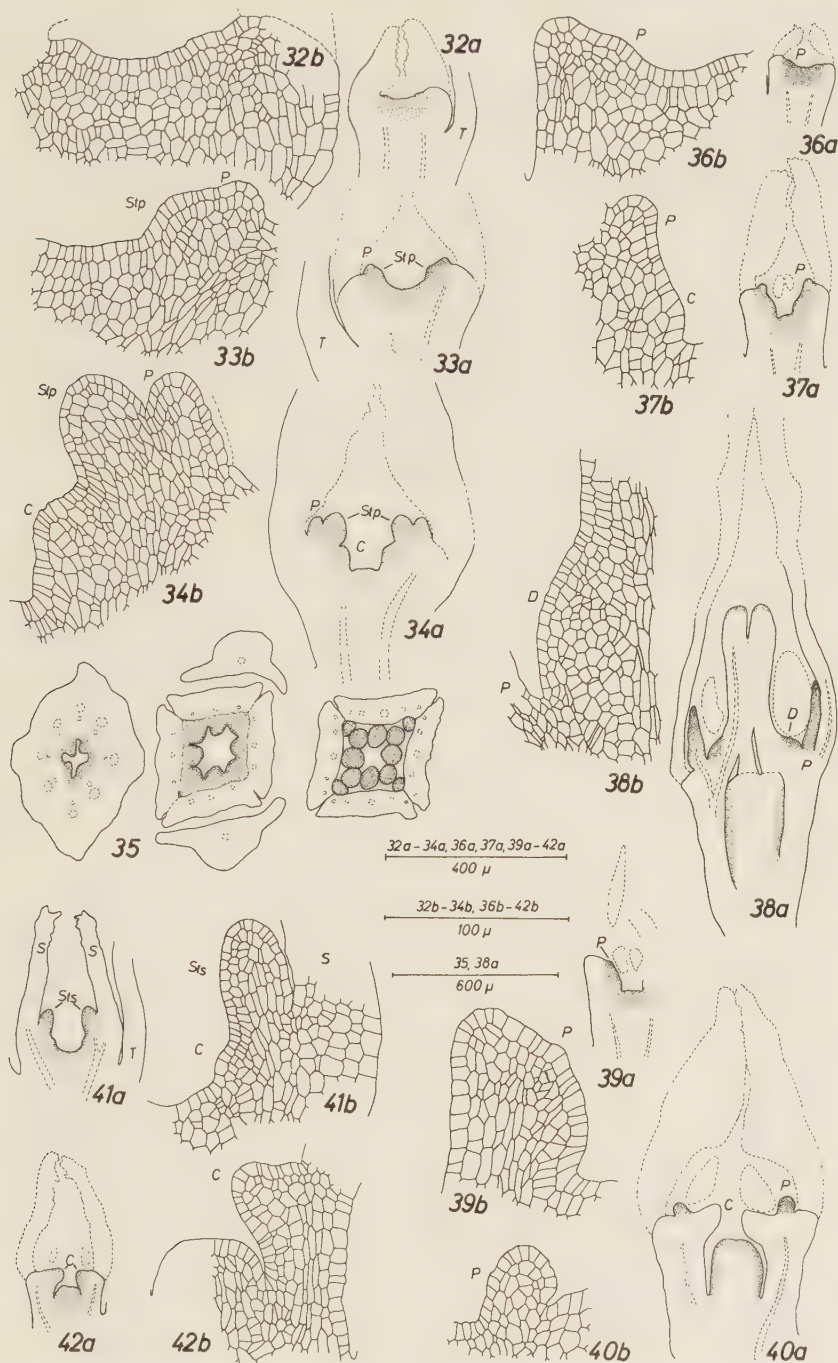
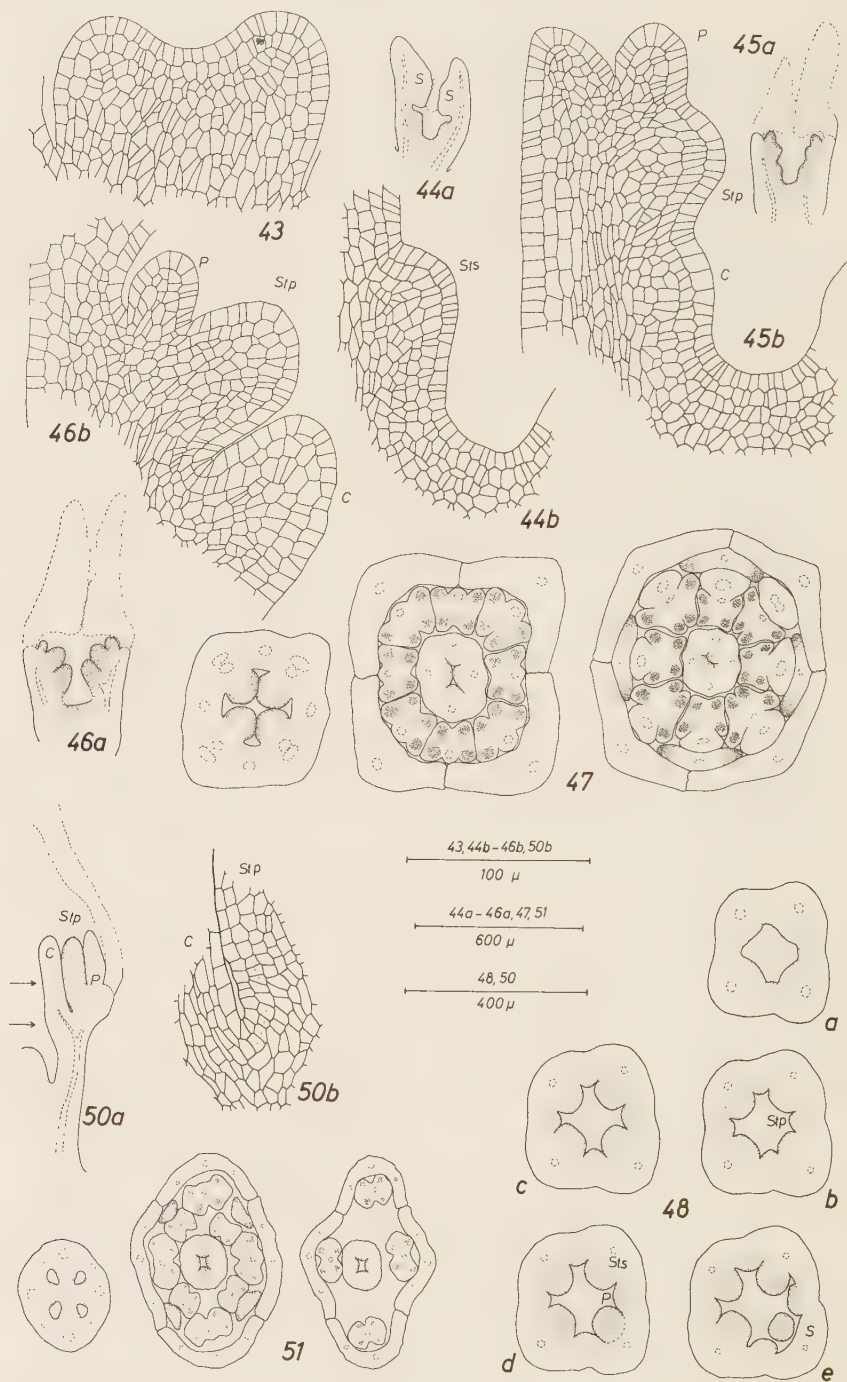


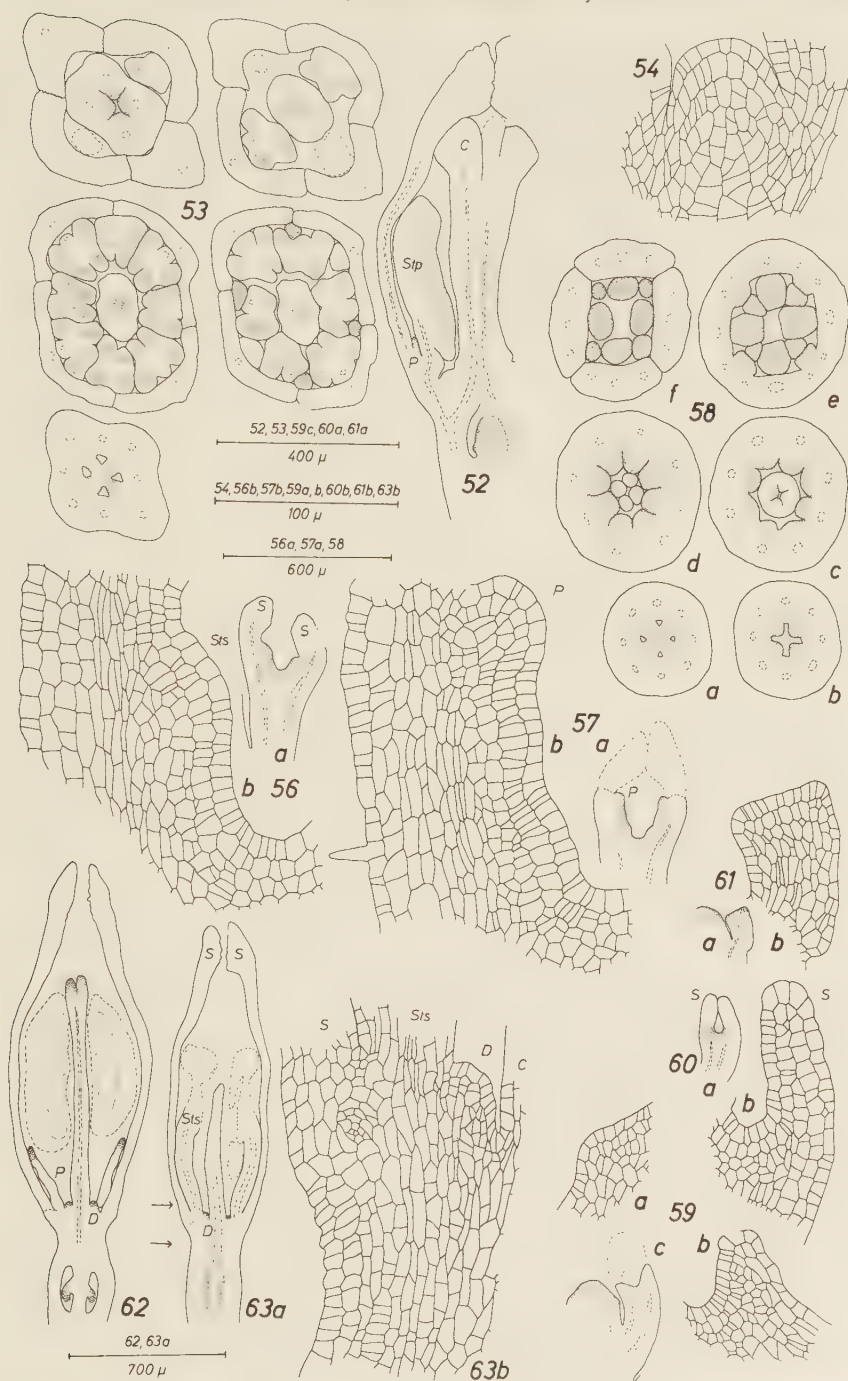
Abb. 32—35. *Ludwigia elegans*.

Abb. 39, 40. *Ludwigia natans*.

Abb. 36—38. *Ludwigia arcuata*.

Abb. 41, 42. *Ludwigia palustris*.

Abb. 43—47. *Oenothera biennis*.Abb. 48. *Epilobium angustifolium*.Abb. 50, 51. *Clarkia elegans*.

Abb. 52, 53. *Gaura biennis*.Abb. 54, 56—58. *Fuchsia gracilis*.Abb. 59—63. *Circaea lutetiana*.

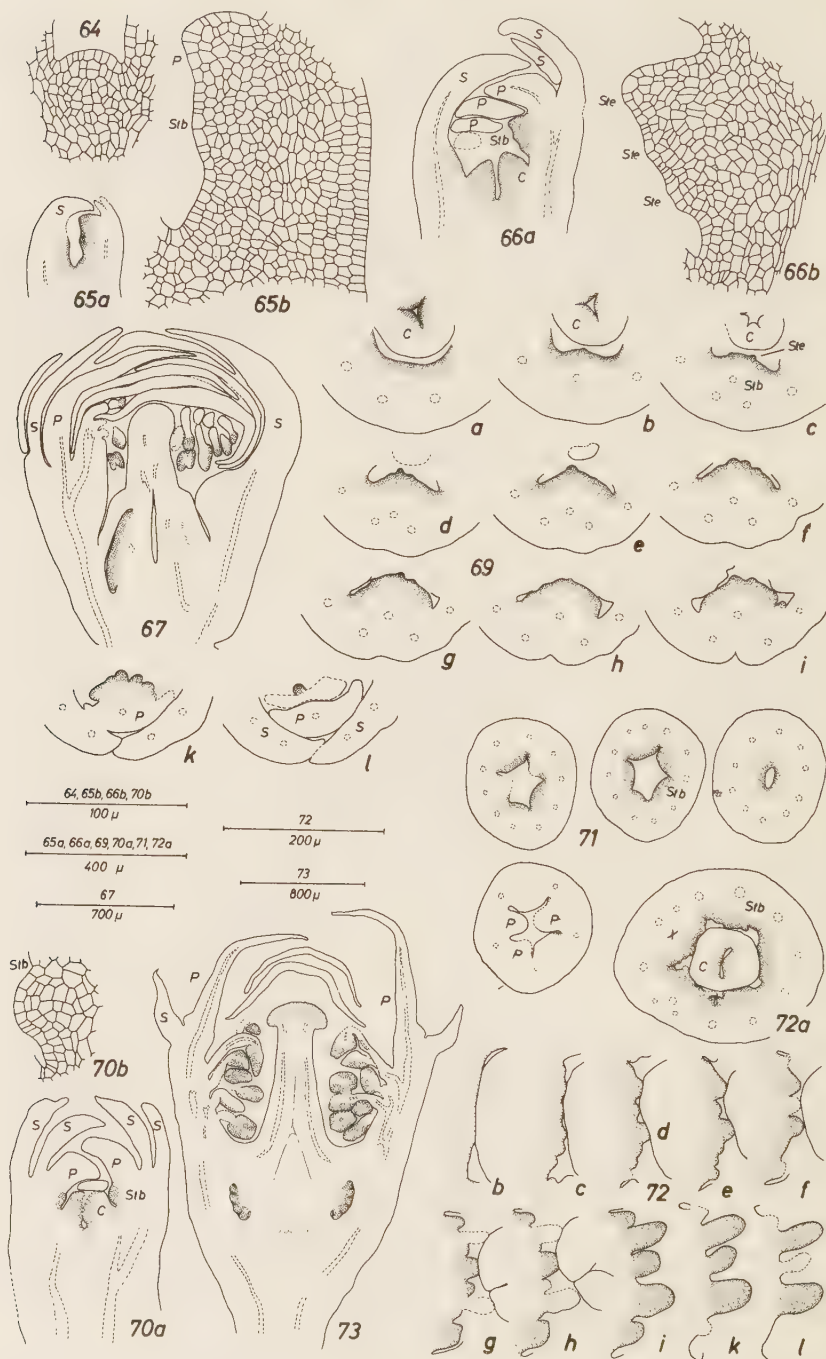
Abb. 64—67, 69. *Melaleuca hypericifolia*.Abb. 71, 72. *Myrtus communis*.Abb. 70. *Eugenia myrtifolia*.Abb. 73. *Campomanesia thea*.

Abb. 43—47. *Oenothera biennis*.

Mediane (43, 44) und diagonale (45, 46) Längsschnitte durch verschieden alte Blütenstadien mit zellulären Ausschnitten (b).

Abb. 47. Ausschnitte einer Querschnittserie.

Abb. 48. *Epilobium angustifolium*.

Ausschnitte einer Querschnittserie durch eine junge Knospe.

Abb. 50, 51. *Clarkia elegans*.

Abb. 50. Beginnende Verlängerung des Blütenbodens zwischen Fruchtknoten und Staminalwirtel, sekundär meristematische Zellen sind auf dem zellulären Ausschnitt punktiert (b).

Abb. 51. Querschnitte durch eine ältere Knospe in verschiedener Höhe.

Abb. 52, 53. *Gaura biennis*.

Abb. 52. Diagonaler Längsschnitt durch eine ältere Knospe.

Abb. 53. Ausschnitte einer Querschnittserie.

Abb. 54, 56—58. *Fuchsia gracilis*.

Abb. 54. Junger Blütenvegetationspunkt.

Abb. 56. Medianer Längsschnitt.

Abb. 57. Diagonaler Längsschnitt durch unterschiedlich alte Knospen mit zellulären Darstellungen (b).

Abb. 58. Ausschnitte einer Querschnittserie.

Abb. 59—63. *Circaea lutetiana*.

Mediane und transversale Längsschnitte durch verschiedene alte Knospenstadien mit zelligen Ausschnitten (b).

Abb. 63 b. Ausschnitt aus 63 a: Diskusbildung und Zellteilungen zur stielartigen Verlängerung zwischen Fruchtknoten und Griffelbasis.

Abb. 64—67, 69. *Melaleuca hypericifolia*.

Abb. 64. Junger Blütenvegetationspunkt.

Abb. 65—67. Mediane Längsschnitte durch verschiedene Knospenstadien mit zelligen Ausschnitten (b).

Abb. 69. Aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein Staminalbündel von unten nach oben, Schnittabstand ca. 20 μ .

Abb. 70. *Eugenia myrtifolia*.

Diagonaler Längsschnitt durch eine junge Knospe mit zellulär gezeichnetem Primordialhöcker.

Abb. 71, 72. *Myrtus communis*.

Abb. 71. Ausschnitte einer Querschnittserie durch eine junge Knospe.

Abb. 72. Querschnitt durch ein älteres Knospenstadium (72 a) und Abfolge der Einzelstaubblätter eines Bündels ($\times$), Schnittabstand ca. 15 μ .

Abb. 73. *Campomanesia thea*.

Medianschnitte durch eine vierzählige ältere Knospe.

stärkten Teilungsimpuls. Sie wachsen zu freien, aufrechten, massiv zylindrischen, adaxial rinnigen „Zwischenkelch“-Zipfeln aus, überholen die Spitzen der Sepalen und entwickeln sich in älteren Stadien zu einem haken- bis bischofsstabartig gekrümmten „Außenkelch“ (Abb. 12). Seine morphologische Wertigkeit soll im allgemeinen Teil diskutiert werden.

Nach einem deutlichen Zeitintervall entstehen die episepalen Staubblätter am äußersten Rand des leicht konvexen Blütenbodens; sie scheinen sogar etwas am Fuß der Kelchblätter hinaufzureichen. An der Bildung der Primordien beteiligen sich neben zentralem Meristem auch periklin aufgespaltene Subdermatogenzellen. Gleichen histogenetischen Aufbau zeigen auch die folgenden, viel schwächer ausgebildeten epipetalen Stamina, die mit den alternierenden Staubblättern auf nahezu demselben Kreis inseriert sind.

Querschnitte durch entwicklungsgleiche Knospen zeigen das Androeceum obdiplostemon. Die Innenränder der Kelchstaubblätter ragen weiter in den Blütenraum vor, als die der epipetalen Stamina. Eine Erklärung dafür liegt in der verschiedenen Größe der Organe (vgl. ECKERT 1966). Die äußeren Begrenzungen der Kronstaubblätter sind auf einem kleineren Kreis inseriert, als die der alternierenden Stamina: Nach der Lage der gedachten Außenränder der Primordien ist die Knospe also diplostemon. Der obdiplostemone Eindruck wird jedoch durch eine unterschiedliche Entwicklungsrichtung verstärkt. Während das Wachstum der Kelchstaubblätter durch die Lage der Sepalen schräg zum Blütenmittelpunkt hin festgelegt ist, können sich die Kronstaubblätter mehr oder weniger senkrecht nach oben erheben (vgl. Abb. 8).

Die Petalumspitze wird durch periklin geteilte Subdermatogenzellen aufgewölbt. Sie entspringt am oberen Rand des intersepalen Tubusabschnittes, unter dem Außenkelch. Der Zeitpunkt der Ausgliederung war nicht genau zu bestimmen. Er schwankt zwischen folgenden Entwicklungsstadien:

Initialteilungen zum episepalen Stamen, Initialteilungen zum Petalum (Abb. 13);

Initialteilungen zum episepalen Stamen, radiale Streckung der Subdermatogenzellen im Petalum-Bereich (Abb. 14);

deutlich ausgeprägte Anlage des episepalen Stamens, radiale Streckung der Subdermatogenzellen im epipetalen Bereich, Initialteilungen zum Petalum.

Der Petalumhöcker kann also gleichzeitig mit dem Kelchstaubblatt, nach den Kelch- und vor den Kronstamina, oder ungefähr gleichzeitig mit den Kronstaubblättern auftreten. In seiner weiteren Entwicklung nimmt das Petalum nur zögernd an Größe zu. An seiner abaxialen Flanke treten vermehrte perikline Teilungen im Subdermatogen und zahlreiche antiklin gestellte Wände in beiden Außenlagen auf. Auf diese Weise wird die Phyllomspitze schräg auf den Blütenmittelpunkt hin ausgerichtet. Das Petalum wächst schließlich durch zunehmende Erstarkung und Verlängerung über das ihm superponierte Stamen nach unten, also auf das Gynoeceum zu (Abb. 8). Seine volle Größe erreicht das

Kronblatt erst kurz vor der Anthese und erfüllt nun, stark geknittert und verbogen, den verbleibenden, freien Knospenraum.

Vor der Ausbildung des Fruchtblattkreises erscheint der restliche Blüten-scheitel in drei bis vier Außenlagen gegliedert, in denen nur antiklin gestellte Wände auftreten. Zellen des Zentralmeristems haben sich — dem Subdermatogen und Dermatogen entsprechend — in Reihen angeordnet.

Das Gynoeceum entsteht als flacher Ringwall. Die drei Fruchtblattspitzen werden durch perikline Teilungen in den Zellschichten unter dem Dermatogen aufgewölbt (Abb. 15). Nach der Ausbildung aller Organe treten auch bei *Decodon* — wie bei *Rotala* — sekundäre Verschiebungen am Blütenbogen auf: Der epipetale Bereich wird von einem Hebungs- und gleichzeitigen Streckungsprozeß stärker erfaßt als der Kelchsektor. Das Kronstaubblatt scheint also vom Blütenmittelpunkt wegzuwandern und am intersepalen Verwachsungswulst hinaufzurücken (Abb. 8). Das Kelchstaubblatt erfährt eine entsprechende Verschiebung in stark abgeschwächter Form.

Das obdiplostemone Erscheinungsbild (Abb. 9) der Blüten wird also durch drei zeitlich und räumlich verschiedene Entwicklungen bedingt und verstärkt. Die Gründe für diese Ausprägung sind:

1. die unterschiedliche Größe der Kron- und Kelchstaubblatthöcker bei ihrer Anlage und die räumliche Trennung der epipetalen Stamina von den Petalen;
2. die entgegengesetzte Wuchsrichtung der beiden Staminalkreise, vorgegeben durch die Lage der Sepalen und Außenkelchzipfel;
3. sekundäre Hebungs- und Streckungsprozesse, die in älteren Knospen zu einer obdiplostemonen Stellung führen.

3. *Lythrum virgatum* L.

Dichasiale Teilinfloreszenzen stehen in den Achseln brakteoser Tragblätter, die spiralig um eine Hauptachse angeordnet sind. Der Aufbau der Einzelblütenstände entspricht dem von *Decodon verticillatus* und *Lythrum salicaria* (CHEUNG & SATTLER 1967). Die gestielten Blüten sind meist sechszählig, gelegentlich fünf- oder siebenzählig (KOEHNE 1885 und eigene Untersuchungen). Zwei Kelchblätter stehen median, die beiden Fruchtblätter sind transversal ausgebildet. Die Knospendeckung der Sepalen ist klappig, die der Petalen frei.

Die Entwicklung der Blüten verläuft in groben Zügen gleich der von *Decodon* und entspricht der von *Lythrum salicaria* weitgehend (CHEUNG & SATTLER, l. c.). Die einzelnen Entstehungsschritte seien hier kurz wiederholt. Trag- und Vorblätter werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt. Der junge Blütenvegetationspunkt ist in zentrales Meristem und zwei Außenlagen differenziert. Alle Einzelorgane entstehen durch perikline Teilungen im Subdermatogen.

Als erstes werden die Kelchprimordien am sockelförmigen Blütenscheitel

abgegliedert. Sie neigen sich später zum Blütenmittelpunkt hin. Sehr bald beginnt der schmale intersepale Bereich hochzuwachsen; er bildet mit dem Kelch einen röhrigen Abschnitt. Dieser Tubus verlängert sich zwischen den Kelchblättern zu freien, aufrechten, blattartig zugespitzten Zwischenkelchzipfeln.

Vor der Anlage der episeptalen Staubblätter wird der nur schwach konvexe Blütenboden stärker aufgewölbt durch radiale Streckung der Subdermatogenzellen und später eingezogene perikline Wände (Abb. 16). Sie führen zu einer Abflachung des Scheitelmeristems und leiten nach der Ausdifferenzierung des Kelchstaubblattprimordiums die Bildung der beiden Fruchtblätter ein. Das Gynoeceum erscheint kurz vor oder nahezu gleichzeitig mit den epipetalen Staubblattprimordien. Die Kronstaubblätter bleiben zunächst verhältnismäßig klein und zeigen ein — im Vergleich zum Gynoeceum — stark verzögertes Wachstum.

Zuletzt werden die Spitzen der Petalen an der Innenseite des intersepalen Wulstes ausdifferenziert. Sie wachsen, wie bei *Decodon*, schräg nach innen gegen den Blütenmittelpunkt zu und sind in alten Knospen stark geknittert (Abb. 17). Eine sekundäre Verlängerung des Blütenbodens zwischen den Fruchtblättern und den epipetalen Stamina erfolgt durch lebhaftes Periklinalteilungen in den äußeren Zellschichten. Episeptal tritt eine ähnliche, wesentlich schwächere Verschiebung durch entsprechende Teilungen auf (Abb. 18).

Der obdiplostemone Eindruck der *Lythrum*-Blüte wird durch die gleichen Phänomene hervorgerufen wie bei *Decodon*: Durch die relativ geringe Größe der Kronstamina und durch die unterschiedlichen sekundären Wachstumsimpulse. Das diplostemone *Lythrum*-Diagramm von KOEHNE stimmt jedoch mit den entwicklungsgeschichtlichen Daten einer akropetalen Anlagefolge der Staubblätter überein. Die Stamina werden zwar ungefähr auf demselben Kreis, aber mit deutlichem zeitlichem Abstand ausgebildet.

4. *Lagerstroemia indica* L.

Die großen, vielblütigen Infloreszenzen sind aus zahlreichen dichasialen Teilblütenständen zusammengesetzt. Die jungen Knospen entwickeln sich in Tragblattachseln und werden von gegenständigen, etwas adossierten Vorblättern kapuzenförmig umschlossen; alle Brakteen fallen in älteren Knospenstadien ab.

Zwei Kelchblätter der gestielten, fünf- oder meist sechszähligen Blüten stehen median. Ihre Knospendeckung ist klappig. Die Petalen gliedern sich in einen Nagel und eine stark wellig gekräuselte Spreite. Das Androeceum besteht aus zwei Kreisen: Die Antheren der Kelchstaubblätter werden von kräftig entwickelten Filamenten getragen. Epipetal stehen Gruppen von sechs (gelegentlich fünf) Einzelstamina mit wesentlich dünneren Staubfäden. Die sechs Fruchtblätter des freien, coenocarp septierten Gynoeceums werden — entgegen KOEHNES (1885) Ansicht — episeptal angelegt, die Plazenten entwickeln sich zentralwinkelständig.

Der junge Blütenvegetationspunkt läßt sich histologisch in ein kegelförmig vorgewölbtes, zentrales Meristem und zwei Außenschichten gliedern. Im Dermatogen treten nur antiklin gestellte Wände auf, während die Subdermatogenzellen sich gelegentlich auch periklin teilen.

Die Anlage erstarkt zu einem kräftigen, leicht konvexen Sockel. Die Initialteilungen für die Kelchprimordien treten in Zellen des Subdermatogens auf, doch auch Zentralmeristem ist am Aufbau der sich mächtig entwickelnden Organe beteiligt. Sie verwachsen im unteren Teil congenital mit den intersepalen Zonen und bilden gemeinsam mit diesen einen röhrigen Abschnitt. Seine Histogenese entspricht der Bildung der Kelchanlagen. Die Spitzen der Sepalen werden durch subapikal asymmetrisches Wachstum der Außenflanken nach innen gekrümmt. Die Dorsalseiten ragen dabei mehr oder weniger waagrecht vor, während sich die Ventralflächen sackartig nach innen auszuwölben beginnen. Auf Längsschnitten durch ältere Stadien erscheint fast der ganze Knospenraum ausgefüllt von den stumpf keilförmigen Kelchblattspitzen. Die einzelnen Phyllome stoßen mit schildförmigen Flächen aneinander, die sich durch Epidermis papillen innig verzahnen. Erst spät werden die Sepalen durch die sich entwickelnden Blütenorgane nach außen gedrückt und erscheinen dann flachkegelförmig geneigt. Ein Außenkelch wird nicht ausgebildet, wenn man von den etwas vorgezogenen intersepalen Verwachsungsstellen absieht.

In jungen Knospenstadien zeigt der Innenraum der Blüte nach dem Abpräparieren der Sepalenspitzen die Form eines runden Trogcs mit konvex gewölbtem Boden. Mediane Längsschnitte, die durch den intersepalen Bereich geführt wurden, zeigen, daß sich die Meristemkalotte im weiteren Verlauf der Entwicklung allmählich abflacht. An ihren randlich abfallenden Seiten strecken sich subdermatogene Zellen radial und teilen sich periklin (Abb. 19). Dieser Vorgang betrifft jedoch nur den epipetalen Bereich. Altersgleiche Querschnitte erläutern die Entwicklung (Abb. 20): Sechs flache Wülste verbinden radial den konvexen Blütenscheitel mit dem Tubusgrund. Sie sind nur ein bis zwei Zellschichten, also ungefähr $20\ \mu$ hoch aufgewölbt und müssen als erste Anlage der epipetalen Staubblattbündel gedeutet werden. Die Knospe gleicht in diesem Stadium einem sechszähligen Gynoeceum mit beginnender Septenbildung.

In den spitzen Innenwinkeln zwischen den Gewebebrücken, aber deutlich getrennt vom konvexen Apex treten stärker angefarbte Höcker auf. Sie stellen die Primordien der Kelchstaubblätter dar, die durch perikline Teilungen im Subdermatogen und in tieferen Meristemschichten aufgewölbt werden (Abb. 21).

Zur Bildung des Gynoeceums führt folgende histologische Entwicklung: Perikline Teilungen unter der ersten Außenschicht am abfallenden Rand des Blütenscheitels bilden einen flachen, ebenen Sockel und führen zu einem deutlichen Ringwallstadium. Die sechs Phyllomspitzen, die sich davon abheben, stehen episepal.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Fruchtknoten wird das Petalum aus-

differenziert. An der gesamten Innenflanke des „Kelchtubus“ ist das Subdermatogen aufgespalten, meist schon lange bevor ein deutlich umgrenzter Höcker erkennbar ist (Abb. 22). Am Aufbau der Petalumspitze sind zum größten Teil Derivate der zweiten Zellschale beteiligt. Die mächtigen Kelchblätter bestimmen die Wachstumsrichtung. In älteren Stadien liegt das Kronblatt, scharf nach unten gebogen, der Innenwand des Tubus an (Abb. 25). Vor der Anthese steht der Nagelabschnitt $\pm$ aufrecht, während die Spreiten, stark zerknittert, die freien Räume zwischen den Stamina ausfüllen.

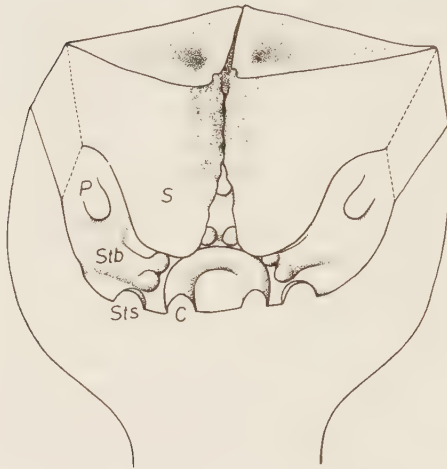


Abb. 26. Halbschematische Darstellung der Lage- und Stellungsverhältnisse der Blütenorgane in einer jungen *Lagerstroemia*-Knospe.

Durch die Aufwölbung des Gynoeceums und durch eigenes Wachstum erscheint das epipetale Staubblattbündel vom Blütenmittelpunkt deutlich abgesetzt; sein Übergang in den röhrigen intersepalen Abschnitt erfolgt kontinuierlich, eine Abgrenzung des Primordiums ist hier nicht möglich (Abb. 22).

Nach der Anlage aller Blütenorgane werden am Bündelhöcker die ersten Einzelstamina abgegliedert. Sie entstehen paarweise an der Innenseite der Primordien, ausschließlich durch perikline Teilungen im Subdermatogen. Gegen den Tubusgrund fortschreitend, also zentrifugal, werden meist noch je zwei weitere Paare aufgewölbt (Abb. 23, 27). Da Blütenorgane meist in größtmöglichem Abstand voneinander entstehen, differenzieren sich die ersten Einzelstaubblätter über den Kanten des mehr oder weniger rechteckig vorspringenden Bündelprimordiums aus (Abb. 24). Ihre divergierende Wachstumsrichtung wird durch eine ungefähr gleichzeitig mit der Aufspaltung des primären epipetalen Höckers einsetzende Entwicklung gefördert und verstärkt: Ein ausgeprägtes Erstarkungswachstum erfaßt den gesamten Blütenboden und führt zur Bildung eines scharf abgesetzten Stielabschnittes. Der Durchmesser einer Knospe ist in diesem Stadium größer als ihre Höhe, die relativen Proportionen bleiben jedoch gleich.

Nach der Ausdifferenzierung der Einzelstamina greift ein sekundärer Streckungsprozeß besonders am Tubusgrund an. Er läßt das anfänglich $\pm$ waagrecht inserierte Staubblattbündel immer mehr schräg gestellt erscheinen. Der Wachstumsimpuls wirkt offenbar auch auf die zuletzt abgegliederten Einzelstamina ein; sie holen den anfänglichen Größenunterschied rasch auf (Abb. 25).

Punicaceae

5. *Punica granatum* L.

Die meist endständigen, einzeln oder in dichasialen Dreiergruppen angeordneten Knospen werden von zwei Vorblättern umhüllt.

Der junge Blütenvegetationspunkt besteht aus einem mächtig vorgewölbten Kegel aus Zentralmeristem, den sich häufig periklin teilendes Subdermatogen und antiklin gegliedertes Dermatogen umkleiden. Die Anlage erstarkt zu einem kräftigen, ebenen Sockel, dessen verbreiteter basaler Abschnitt die Ansatzstellen der Vorblätter kennzeichnet (Abb. 28). Verstärktes Breitenwachstum tieferer Zellschichten — besonders in den Randpartien des Blütenscheitels — ergibt einen sattelförmigen Ringwall, auf dem sich die Höcker der Kelchprimordien durch perikline Teilungen unter dem Dermatogen ausdifferenzieren. Dieser Kreis besteht aus fünf bis neun, meist aber aus sechs Gliedern, die sich klappig decken.

Das allgemeine Erstarkungswachstum hält weiter an. Der Blütenscheitel scheint sich immer mehr einzuwölben und gleicht einer flachen Schüssel, die sich später wannen- bis trogförmig „vertieft“.

Die Sepalen entwickeln sich zu umfangreichen, dickfleischigen Organen; durch vermehrte Zellteilungen an ihren Außenflanken werden sie nach innen gekrümmt. Wie bei *Lagerstroemia* beginnen sich auch bei *Punica* die Innenflächen der Kelchblätter an der Spitze stark sackartig bis keulig aufzuwölben und erfüllen bald den ganzen Knospenraum. PAYER (1857) spricht von ihnen als „stalactites, qui pendent à la voûte florale“.

Nach einer deutlichen Zäsur nach der Anlage des ersten Phyllomkreises werden die Petalen ausdifferenziert. Sie alternieren mit den Kelchblättern und entstehen an der Innenseite des sehr flachen intersepalen Verwachsungswulstes (Abb. 29). Perikline Teilungen unter dem Subdermatogen wölben die Primordien empor. Durch verstärktes Wachstum der Kronblattaußenseite wird die Spitzeninitiale nach unten, zum Blütenmittelpunkt hin gerichtet (Abb. 31). Die Petalen bleiben lange in ihrem Wachstum hinter den anderen Blütenorganen zurück, entwickeln sich erst kurz vor der Anthese zu voller Größe und liegen dann geknittert über den Staubblättern.

Fast gleichzeitig mit den Petalen erfolgt die Anlage eines Primordiums, das nur auf Längsschnitten durch stärkere Färbung und Teilungstätigkeit im Zentralmeristem und durch die Anordnung der Zellen in der zweiten Außenlage in Erscheinung tritt (Abb. 29). Ein breiter unegliederter Ringwall wird

über der gesamten schrägen Wandfläche des wannenförmigen Blütenscheitels ausgebildet. Die Zellen des Subdermatogens erscheinen stark radial gestreckt, deutlich länger als im basalen Bereich und palisadenförmig angeordnet; nur vereinzelt findet sich eine perikline Teilung in dieser Zone. Auf Querschnitten ist keinerlei Bündelung erkennbar. Dieses Ringwallprimordium, aus dem sich später die Einzelstamina ausdifferenzieren, ist mit einem scharfen Knick gegen das Petalum abgesetzt und wird auch gegen den Blütengrund durch die nun folgende Anlage des Gynoeceums abgegrenzt. Die Zahl der Fruchtblätter kann mit Kelch und Krone übereinstimmen oder kleiner sein als diese. Die Initialteilungen finden im Subdermatogen statt: Einige sich periklin teilende Zellen wölben die Primordien auf. Entsprechende Histogenese zeigt auch der zweite, zentripetal angelegte, alternierende Karpellkreis (Abb. 30).

Bis hierher stimmen unsere Ergebnisse mit den von BERG (1857—59) und PAYER (1857) ungefähr gleich beschriebenen Blütenentwicklungen von *Punica* überein. Bei der Untersuchung des Androeceums ergaben sich jedoch gravierende Abweichungen. Nach unseren Ergebnissen werden die Stamina nicht „a summo ad imum“ (BERG), sondern in umgekehrter Reihenfolge angelegt.

Die ersten Einzelstamina, deren genaue Zahl nicht feststellbar war, werden an der Basis des Ringwalls durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt, ungefähr gleichzeitig mit der Ausbildung des zweiten Karpellkreises (Abb. 30). Die Anlagen erscheinen so klein, daß sie nur auf Längsschnitten erkennbar sind. In Querschnittsserien lassen sie sich — bedingt durch die Neigung des Ringwalls — nur erahnen. In sehr rascher Abfolge entstehen dann zentrifugal, über die ganze Breite des Ringwalls hinweg, die nächsten Einzelprimordien. Die Höcker sind sehr flach und nur durch die vermehrten periklinen Teilungen im Subdermatogen auf Längsschnitten sicher anzusprechen. Wenn die Anlagen im weiteren Wachstumsverlauf, der aber mehr die Längenerstreckung der gesamten Knospe, als die Größenzunahme der einzelnen Stamina betrifft, auseinanderücken, so werden am oberen Ringwallrand — den besten Platzverhältnissen entsprechend — weitere Staubblattprimordien ausdifferenziert. Sie sind kaum größenverschieden von den zuvor angelegten und nur das erste Einzelstamen an der Basis des Ringwalls erscheint zunächst noch etwas voluminöser (Abb. 31). Eine bestimmte Ordnung in der Stellung oder Anzahl der Staubblätter konnte nicht festgestellt werden. Die jungen Anlagen sind zu klein, um auf Querschnitten oder nach der Primordialhöckermethode zuverlässig erkannt zu werden. In älteren Stadien folgt die Anordnung einer Reihung nach der günstigsten Platzverteilung.

Sehr bald nach der Aufgliederung des Ringwalls erfaßt ein verstärkter Wachstumsimpuls den ganzen Komplex. Die Volumenzunahme der zuerst ausdifferenzierten Einzelorgane wird also offensichtlich so lange unterdrückt, bis die gesamte Bündelfläche aufgeteilt ist. Die jungen Primordien wachsen zunächst gleichmäßig empor. Später scheint der apikale Ringwallabschnitt im

Wachstum gefördert zu sein (Abb. 31 c). Die Anlagen in diesem Bereich überholen die primär ausdifferenzierten Einzelstamina an Größe. Die Bündelanlage entspricht nun wieder den Darstellungen PAYERS und BERGS. Mit ihren ungleich schwächeren optischen Möglichkeiten konnten sie den nun zwingenden Eindruck einer zentripetalen Anlagefolge nicht entkräften. Die Stamina wachsen zunächst aufrecht und biegen sich erst kurz vor der Anthese — aufgrund der steigenden Platznot — nach innen. Zwischen dem aufgegliederten Ringwall und dem obersten Fruchtblattkreis erfolgt sekundär eine Verlängerung des Blütenbodens. Die Untersuchung der Weiterentwicklung des Gynoeceums in älteren Stadien wurde zurückgestellt.

Onagraceae

6. *Ludwigia elegans* (CAMB.) HARA

Die isomer vierzähligen, gestielten Blüten stehen in Tragblattachsen und werden von zwei gegenständigen, etwas adossierten Vorblättern eingehüllt. Zwei Sepalen sind in der Medianen angeordnet, die Fruchtblätter des unterständigen, vierfächerigen Gynoeceums mit zentralwinkelständiger Plazentation werden diagonal, also epipetal, angelegt. Die Knospendeckung der Sepalen ist klappig, die der Kronblätter kontort. Der Kelch bleibt postfloral bestehen. Das zweikreisige Androeceum erscheint obdiplostemon (vgl. Diagramm bei EICHLER 1875—78).

Der sehr breite, flach gewölbte Infloreszenzscheitel läßt sich in zwei deutlich abgrenzbare äußere Zellschalen und in ein ungeschichtetes, zentrales Meristem gliedern. Die Tragblätter, die ihn weit überragen, werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt und wachsen weiter durch Vermehrung der Derivate dieser Zellschicht. Eine entsprechende Histogenese zeigen die Vorblätter.

Der junge, $\pm$ halbrunde Blütenvegetationspunkt ist normal aufgebaut aus Dermatogen, Subdermatogen und zentralem Meristem. Die zweite Außenlage erscheint gelegentlich aufgespalten. Periklin gestellte Wände in dieser Schicht führen auch zur simultanen Ausdifferenzierung der Kelchprimordien. Zwischen ihnen wird — ebenfalls durch subdermatogene Periklinalteilungen — ein sehr niedriger intersepaler Verwachsungswulst ausgebildet. Der Blütenboden erscheint mehr oder weniger eben bis flach konkav gewölbt. Die zusammenneigenden Sepalen entwickeln eine deutliche Vorlängerspitze, ihre papillösen Epidermen verzahnen sich fest ineinander.

Die Kelchblätter sind bereits zu mächtigen Phyllomen herangewachsen, wenn zwischen ihnen der nächste Organkreis angelegt wird. Auf medianen Längsschnitten fallen zunächst nur einige stark angefärbte, radial gestreckte Subdermatogenzellen auf. Perikline Teilungen in der zweiten Außenlage und in tieferen Schichten wölben dann die Primordien auf, deren morphologische Wertigkeit erst später erkennbar wird (Abb. 32).

Die Kelchstaubblätter entstehen durch Querteilungen unter den beiden äußeren Zellreihen. Auch später spalten sich Dermatogen und Subdermatogen nur antiklin auf. Das Zellmaterial zur weiteren Entwicklung der episepalen Stamina stammt also zum größten Teil aus dem Zentralmeristem.

Gleichzeitig mit der Anlage dieser beiden Organkreise werden besonders die Randpartien der Knospe von einem Impuls zu verstärktem Längen- und Streckungswachstum erfaßt. Dadurch scheint sich der Blütenboden immer stärker einzutiefen.

Das „epipetale“ Primordium nimmt während dieses Prozesses eine zunehmend asymmetrische Gestalt an (Abb. 33). Schließlich spaltet sich ein schmalerer abaxialer Teil ab, der zum Petalum auswächst. Das Kronstaubblatt entwickelt sich aus dem breiteren Innenabschnitt des Höckers. Histogenetisch scheint sich das Kronblatt meist durch perikline Teilungen im und unter dem Subdermatogen aufzuwölben, während zur gleichzeitigen Bildung des opponierten Stamens entsprechende Teilungen nur unter der zweiten Außenlage stattfinden.

Petalum und Kronstaubblatt entspringen aus einem gemeinsamen Höcker und bilden miteinander einen „Stamen-Petalum-Komplex“ (SATTLER 1962, GELIUS 1967), der zeitlich vor den episepalen Staubblättern angelegt wird. Doch erst nach der Ausdifferenzierung der Kelchstamina werden seine Einzelglieder über einem gemeinsamen basalen Abschnitt sichtbar (Abb. 34).

Die Blütenkrone steht also in engem räumlichen Zusammenhang mit den epipetalen Staubblättern, die dadurch auf einem — im Vergleich zu den Kelchstamina — nahezu gleich großen Kreis inseriert sind. Sie behalten diese Stellung bei, da das Petalum in seinem Wachstum stark zurückbleibt und erst kurz vor der Anthese zu voller Größe auswächst. Dadurch verstärkt sich der obdiplostemone Eindruck der Blüten (Abb. 35).

An den Innenflanken des „eingetieften“ bzw. randlich hochgewachsenen Blütenbodens wird durch perikline Teilungen im Subdermatogen ein Ringwall ausgebildet, von dem sich epipetal die Spitzen der vier Fruchtblätter abheben.

Sehr spät differenziert sich ein intrastaminales, leistenförmiges und stark behaartes Nektarium aus. Es zeichnet sehr schön die Lagebeziehungen der einzelnen Blütenorgane nach. Eine sekundäre Verlängerung der Gewebe zwischen Fruchtknoten und Stamina findet nicht statt.

7. *Ludwigia arcuata* WALT.

Die Orientierung der vierzähligen, haplostemonen ($A 4 + 0$), gestielten Blüten, die Histogenese der Trag- und Vorblätter, die Differenzierung des jungen Blütenvegetationspunktes und die Anlage der Sepalen und ihres schmalen Verwachsungswulstes gleichen den bei *Ludwigia elegans* beschriebenen Entwicklungen weitgehend.

Nachdem die Kelchblätter zu kräftigen Phyllomen erstarkt sind, bilden sich zwischen ihnen, am Innenrand des intersepalen Verwachsungswulstes die

Petalen aus. Durch perikline Teilungen im Subdermatogen werden die Primordien über die konkave Scheitelgrube aufgewölbt. Ihr weiteres Wachstum erscheint stark verzögert (Abb. 36, 37).

Die Primordien des einzigen, episepal inserierten Staubblattkreises werden — im Gegensatz zu *Ludwigia elegans* — nur durch periklin geteilte Zellen des Subdermatogens aufgebaut und von Dermatogen umkleidet.

Das unterständige Gynoeceum entsteht als vier-höckeriger Ringwall, wie bei *Ludwigia elegans*. Die Fruchtblattspitzen differenzieren sich epipetal aus.

In alten Knospen erheben sich zwischen Griffelbasis und Kronblättern vier halbrunde Höcker, die als Nektarien wirken. Die Annahme, daß sie die reduzierten epipetalen Stamina darstellen, wird durch ihre Histogenese widerlegt: Auf den Rücken der einzelnen Karpelle beginnen sich subepidermale Zellen, die schon stark vakuolisiert waren, neu meristematisch zu teilen. Entstehungsort und -zeit, wie auch das Zellbild sprechen dafür, daß diese Nektarien als sekundäre Bildungen aufzufassen sind, die in keiner Beziehung zum ausgefallenen Kronstaubblattkreis stehen (Abb. 38; vgl. auch BAEHNI & BONNER 1949).

8. *Ludwigia natans* ELL.

Die tetrameren, haplostemonen Knospen dieser Art sind nicht gestielt und sitzen mit den Vorblättern in den Tragblattachseln. Die Histogenese aller Blütenglieder entspricht der Darstellung bei *Ludwigia arcuata*.

Der Unterschied in der Blütenentwicklung beider Arten liegt in der Reihenfolge der Anlagen. Nach den Kelchprimordien erscheinen bei *Ludwigia natans* — der allgemeinen Alternanzregel scheinbar widersprechend — zunächst die episepalen Staubblatthöcker.

Das Subdermatogen spaltet sich häufig periklin und läßt sich dadurch schlecht gegen das Zentralmeristem abgrenzen. Die Anlage der Kronblätter erfolgt verspätet nach der Entwicklung der Stamina.

Abb. 39 zeigt die entsprechenden Initialteilungen im Subdermatogen, durch die das Petalum-Primordium aufgewölbt wird. Es hebt sich durch intensivere Färbung deutlich vom umgebenden Gewebe ab. Die Anlage bleibt klein und ist auch beim Aufblühen sehr unscheinbar (Abb. 40).

Gynoeceum und Diskus bilden sich nach der oben beschriebenen Weise.

9. *Ludwigia palustris* (L.) ELL.

Die Knospen dieser Art gleichen denen von *Ludwigia natans* in Stellung und Orientierung. Die Blüten sind hier jedoch apopetal, d. h. es werden nur der Kelchkreis, die ihm superponierten Stamina und das epipetal angelegte Gynoeceum ausgebildet. Die Histogenese dieser Organe entspricht der Entwicklung der beiden letztbeschriebenen *Ludwigia*-Arten. Sie geht stets vom Subdermatogen aus. Derivate dieser Zellschale stellen auch den größten Anteil beim weiteren Aufbau der Primordien (Abb. 41). Der epipetale Bereich ist nur

sehr schmal ausgebildet, die Fruchtblätter entspringen an der Innenkante des schwach entwickelten intersepalen Wulstes (Abb. 42). Die Diskusbildung verläuft wie bei *Ludwigia arcuata*.

10. *Oenothera biennis* L.

Die vorblattlosen, ungestielten, tetrameren Knospen entstehen in den Achseln von Tragblättern in akropetaler Abfolge. Die Aestivation des Kelches ist klappig, die der Krone kontort. Zwei Sepalen entwickeln sich in der Medianen, die vier Fruchtblätter werden epipetal angelegt. Auf Querschnitten erscheint das Androeceum — im Gegensatz zu dem bei EICHLER (1875—78) gegebenen Diagramm — diplostemon.

Der halbrunde, junge Blütenvegetationspunkt zeigt folgende histologische Differenzierung: Zwei äußere, deutlich abgrenzbare Zellschichten umhüllen ein zentrales Meristem, in dem mehr oder weniger ungeordnete Längs- und Querteilungen vorkommen. Dermatogen und Subdermatogen erscheinen nur antiklin aufgespalten. PANKOW (1966) beobachtete jedoch bei *Oenothera glauca* nur eine, stellenweise zwei Außenlagen. Noch vor der Ausbildung deutlich umgrenzter Kelchprimordien erscheint der Blütenscheitel konkav gewölbt. Durch perikline Teilungen unter der zweiten Zellschale, also im Zentralmeristem, wachsen die Randzonen der Knospe in die Höhe und bilden einen breiten, sattelförmigen Ringwall, also ein „Ringwallstadium“ aus einem „Meristempflock“ nach RAUH & REZNIK (1951). In Abb. 43 sind genetische Zellreihen in Richtung des Zuwachses sichtbar. Auf der Kuppe dieses Wulstes werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen gleichzeitig die Kelchblattprimordien ausdifferenziert. Sie bilden eine unifaziale Vorläuferspitze aus (BAUM 1951, KOWALEWICZ 1956), eilen der allgemeinen Blütenentwicklung voraus (entsprechend bei *Oenothera glauca*, PANKOW l. c.) und erstarken zu mächtigen Organen (vgl. Abb. 44). Ihre papillösen Epidermen greifen ineinander und bilden eine „Zellnaht“ aus, wie bei allen bisher beschriebenen Blüten, und wie sie auch von CHROMETZKA (1967) bei *Oenothera spec.* beobachtet wurde.

Als nächster Organkreis folgen die Petalen, deren Primordien durch perikline Teilungen in einigen benachbarten Zellen im Subdermatogen aufgewölbt werden. Dadurch läßt sich die Basisfläche der Anlagen gut definieren. Sie entstehen an der Innenkante des Ringwallsattels und sind nur gegen diesen mit einem deutlichen Knick abgesetzt; sie gehen gleitend in den wannen- bis krugförmigen Blütenboden über. Diese Bildungsweise hat vermutlich zu der irrigen Annahme geführt, daß Petalum und Kronstaubblatt aus einem gemeinsamen Höcker entspringen (BARCIANU 1875, PANKOW 1966). PANKOW spricht von „Erhebungen“, die „die vereinigten Initialen für ein Blumenkronblatt und ein Staubgefäß“ umfassen. Anschließend beschreibt er, unter Hinweis auf die gleiche Zeichnung, ein Leitbündel, das „das Kelchblatt versorgt“. Sein Schnitt muß also sehr schief geführt sein. In älteren Stadien hinkt das Kronblatt im Wachstum stark der allgemeinen Entwicklung nach.

Der akropetalen Sukzession der Blütenglieder folgend, treten nun die Kelchstaubblätter auf. Ihre Primordien werden durch perikline Teilungen im Zentralmeristem aufgewölbt; Dermatogen und Subdermatogen zeigen auch später nur antiklin gestellte Wände (Abb. 44). Die Histogenese der etwas schwächeren epipetalen Stamina erfolgt auf die gleiche Weise. Ihre Anlagen treten dicht unterhalb der Kronblätter auf (Abb. 45). Die Tendenz zur Vorwölbung dieser Primordien greift gelegentlich auch auf die Petalen-Basis über. Ihr Abstand zur Peripherie wird dadurch vergrößert und sekundär entsteht der Eindruck eines gemeinsamen, sich aufspaltenden Höckers (vgl. BARCIANU 1875; eigene Untersuchungen Abb. 46). Die frühe Histogenese widerspricht dieser Annahme jedoch. Die epipetalen Stamina sind — im Vergleich zum alternierenden Staubblattkreis — weiter dem Blütenmittelpunkt zu, also streng diplostemon inseriert. Dies ergibt sich auch aus Querschnitten durch ältere Stadien. Die Antheren sind gleich lang, stehen in einem Kreis und berühren sich seitlich (Abb. 47).

Das Gynoeceum erscheint epipetal als vier-höckeriger Ringwall nahezu gleichzeitig mit den epipetalen Stamina oder bald nach ihnen (nicht, wie nach BARCIANU l. c., vor ihnen). Der Wulst wird durch perikline Teilungen im und unter dem Subdermatogen emporgewölbt. Die Plazenten sind zentralwinkelständig angelegt.

In sehr alten Knospen setzt eine Streckung des Gewebes zwischen Fruchtknoten und Staubblättern ein. Sekundär meristematische Zellen ermöglichen durch intensive Teilungstätigkeit die beträchtliche röhrrige Verlängerung des Abschnittes zwischen den Organkreisen.

11. *Epilobium angustifolium* L.

Die vorblattlosen, tetrameren Knospen entspringen in den Achseln brakteoser Tragblätter. Das Androeceum erscheint schwach obdiplostemon. Anlage, Orientierung und Histogenese der einzelnen Blütenglieder folgt im wesentlichen dem bei *Oenothera* beschriebenen Entwicklungsgang. Nach BRAUN (1957) ist das „Meristemp flock-Stadium“ weniger deutlich als bei *Oenothera* ausgeprägt.

PAYER (1857) und BARCIANU (1875) schildern, daß die beiden lateralen Kelchblätter vor den medianen ausgebildet werden. Der Vorsprung der beiden transversalen Sepalen ist jedoch nur gering und wird sehr rasch ausgeglichen, so daß der Eindruck entsteht, die Kelchblätter entstünden nahezu gleichzeitig an der Peripherie des konkav gewölbten Blütenbodens. Zwischen der Anlage der Kronblätter und der episepalen Stamina liegt kein deutliches Zeitintervall, beide Organkreise werden ungefähr zur selben Zeit aufgewölbt; doch sind die Kronblätter auf einem äußeren Kreis inseriert und stehen auf der Kuppe des intersepalen Verwachsungswulstes.

Die episepalen Staubblätter sind mächtiger entwickelt als die wesentlich später ausdifferenzierten alternierenden Stamina. Querschnitte durch junge

Blütenstadien zeigen, daß die Höcker der Kelchstaubblätter nicht nur weiter in den Knospenraum vorragen, sondern daß auch die äußeren Primordienränder weiter an die Peripherie reichen, als die entsprechenden Abschnitte der Kronstamina (Abb. 48). Die Größe der diplostemon angelegten Staubblattkreise differiert auch später beträchtlich.

Die Zeitspanne zwischen der Entstehung der äußeren vor den inneren Stamina manifestiert sich in einem ausgeprägten Entwicklungsvorsprung. Die Antheren der Kelchstaubblätter neigen sich durch hyponastisches Wachstum über dem Griffel zusammen; für die nachfolgenden Kronstamina bleibt nur weiter außen, über den im Wachstum gehemmten Petalen, genügend Entwick-

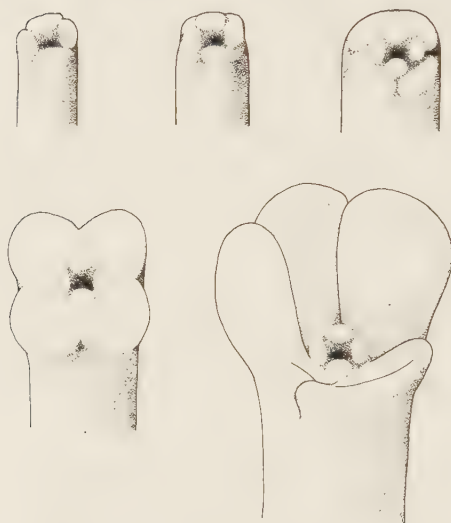


Abb. 49. Entwicklung der Kommissuralnarben bei *Epilobium hirsutum*.

lungsraum. Ihre kurzen Filamente werden zurückgebogen, ihre Antheren schieben sich zwischen die Kelchstaubblätter und decken diese sogar in deren unterstem Abschnitt. Es entstehen entfernt ähnliche Formen wie bei *Ledum palustre* (LEINS 1964 a). Doch hat in diesem Fall die Karpellentwicklung keinen Einfluß auf die schwach ausgeprägte Obdiplostemonie, da der epigyne Fruchtknoten nicht seitlich nach innen, sondern nach unten ausgebildet wird.

Der Fruchtblattkreis entsteht zuletzt als vierhöckeriger Ringwall. Die Karpellspitzen sind epipetal inseriert. Die Narbenlappen stehen jedoch — im Gegensatz zu *Ludwigia* und *Oenothera* — episepal, sie sind also kommissural ausgebildet. Eine Entwicklung der Narben von *Epilobium hirsutum* (sonst nicht näher untersucht) bei Lupenbetrachtung zeigt Abb. 49.

Die epipetalen Fruchtblattspitzen eines jungen Griffels erscheinen in zunehmendem Maße nach innen gebogen. Im weiteren Verlauf beginnen zwischen ihnen die ausgebuchteten Verwachsungsstellen als kleine Höcker hoch-

zuwachsen. Diese Primordien zeigen eine stark geförderte Entwicklung, während die eigentlichen Fruchtblattspitzen ihr Wachstum bald einstellen. Sie sind in den gezeichneten Stadien, in denen die Narbenlappen zur Übersicht auseinander gebogen wurden, nur noch am Grund als kleine Spitzen erkennbar.

Eine sekundäre Verlängerung des Blütenbodens zwischen Fruchtblättern und Stamina findet kaum statt; doch setzt bald eine allgemeine, der späteren Zygomorphie der Blüte entsprechende Wachstumsverschiebung ein.

Die frühe Blütenentwicklung entspricht der Beschreibung PAYERS und seinen Abbildungen. BARCIANU (l. c.) postulierte bei *Epilobium dodonaei* einen gemeinsamen Kron-Staubblatt-Komplex und zog Vergleiche zu den Primulales. Seine Zeichnungen stimmen der Form nach mit den eigenen Daten bei *Epilobium angustifolium* überein, nicht aber in der Histogenese: Das Petalum wird z. B. in unserem Falle sicher nur aus periklin aufgespaltenem Subdermatogen aufgebaut, und nicht aus Zentralmeristem, wie BARCIANU es für *Epilobium dodonaei* angibt. Zur Annahme eines Stamen-Petalum-Komplexes mag ihn der bei *Oenothera* beschriebene und auch bei *Epilobium* auftretende Differenzierungsvorgang verleitet haben, durch den die Petalum-Basis bei der Ausbildung des Kronstaubblattes mit aufgewölbt wird. Nach SATTLER, der 1962 die Verhältnisse bei den Primulales neu untersuchte, entspricht die hier geschilderte Entwicklung dem „Grenzfall“ *Clavija macrophylla*. Staub- und Kronblattanlage erscheinen hier wie dort „von Anfang an getrennt“. Von einem gemeinsamen Höcker kann nicht die Rede sein. Wollte man jedoch trotzdem eine „Komplexbildung“ annehmen, müßten auch die Fruchtblätter aus der einen Anlage entspringen, denn zum Zeitpunkt der Petalum-Entstehung ist an der gesamten Wand des Blütenbodens keine Grenze des „gemeinsamen“ Höckers zu erkennen.

12. *Clarkia elegans* DOUGLAS

Die vorblattlosen, sitzenden Blüten entsprechen in Zahl und Stellung ihrer Glieder der allgemeinen Onagraceen-Formel: Zwei mediane, zwei transversale Kelchblätter, diplostemones Androeceum und epipetal angelegtes Gynoeceum mit zentralwinkelständigen Plazenten. Abweichend von diesem Schema ist nur die Stellung der Narbenlappen; sie erscheinen — wie bei *Epilobium* — kommissural, werden also über den Septen des Fruchtknotens ausgebildet. Ihre Entwicklung entspricht der Darstellung bei *Epilobium*.

Die Histogenese der Blütenglieder gleicht weitgehend den bisher beschriebenen Entwicklungsgängen. Die Einzelschritte seien nur kurz zusammengestellt:

Die Sepalen werden durch periklin sich teilendes Subdermatogen, das deutlich gegen ein zentrales Meristem abgegrenzt ist, aufgewölbt. Gelegentlich erscheinen die beiden lateralen Phyllome etwas gefördert, doch verwischt sich dieser Eindruck sehr rasch. Nach einer deutlichen Pause, während der die Sepalen erstarken, entstehen die Petalum-Primordien am Innenrand des krug-

förmigen Blütenbodens vor dem intersepalen Verwachsungswulst. Sie werden durch periklin geteiltes Subdermatogen aufgewölbt.

Ungefähr gleichzeitig mit den Petalen differenzieren sich die episepalen Staubblätter aus: Einige Zellen unter dem Subdermatogen strecken sich radial und teilen sich dann periklin. Auch während des weiteren Wachstums spalten sich die beiden Außenlagen nur antiklin auf.

Zur Ausbildung der Kronstaubblätter führen Querteilungen in und unter der zweiten Zellschale. Die epipetalen Stamina bleiben klein und schwach entwickelt. Die Antheren des inneren Kreises stehen auch später — im Gegensatz zu *Epilobium* — innerhalb der längeren Kelchstaubblätter und werden von diesen gedeckt (Abb. 51). Die streng diplostemon angelegten Blüten behalten dieses Erscheinungsbild auch in älteren Stadien bei. Das Gynoeceum tritt zuletzt als vierhöckeriger Ringwall auf, die Karpellspitzen stehen epipetal. Ursache dafür sind perikline Teilungen im Subdermatogen.

Nach Ausdifferenzierung aller Blütenorgane erfaßt ein sekundäres Streckungswachstum den Gewebeabschnitt zwischen Fruchtknoten und Staubblättern. Auf Längsschnitten hebt sich diese Zone deutlich ab durch Kernreichtum, stärkere Anfärbung und vermehrt auftretende antikline Teilungen (Abb. 50). Sie führen zu einer röhrigen Verlängerung der Gewebe zwischen Frucht- und Staubblattkreisen.

13. *Gaura biennis* L.

Die vierzählig isomeren, vorblattlosen Blüten, die gestielt aus den Achseln brakteoser Tragblätter entspringen, sind spiralig und in jungen Stadien dicht gedrängt um eine Hauptachse angeordnet. Die Entwicklung der Knospen verläuft ganz ähnlich der von *Clarkia elegans* und entspricht der Darstellung von PAYER (1857) und BARCIANU (1875). Es seien im folgenden nur die geringen Abweichungen betont:

Die Förderung der beiden transversalen Sepalen ist deutlich ausgeprägt. Noch in älteren Stadien scheinen die Spitzen der seitlichen Phyllome — bei klappiger Deckung — über die beiden medianen zu greifen. Später erlischt dieser Eindruck.

Die Kronblätter werden zwar eindeutig vor den Staminalkreisen aufgewölbt, bleiben in ihrem weiteren Wachstum jedoch stark gehemmt. Ihre Größe hat kaum zugenommen zu einem Zeitpunkt, an dem bereits Antheren ausgebildet sind und die Samenanlagen (eine pro Fach) sich zu differenzieren beginnen (Abb. 52). Zum Aufbau der Stamina scheinen sich gelegentlich auch Subdermatogenzellen periklin zu teilen. Meist aber lassen sich die beiden Außenschichten mit nur antiklin gestellten Wänden deutlich abgrenzen. Die Förderung der transversalen Kelchblätter kann sich zuweilen auch auf die vor ihnen inserierten Stamina erstrecken. Diese erscheinen dann (nach Querschnitten, Abb. 53) wenig höher inseriert und etwas länger entwickelt als die

medianen episepalen Staubblätter. Die langen, schmalen (im Gegensatz zu PAYERS Darstellung, 1857) Antheren beider Staminalkreise stehen in einem Kreis (Abb. 53). Die Filamente der Kronstaubblätter erscheinen etwas kürzer; die Antheren der episepalen Stamina schmiegen sich in die Buchten zwischen den höckerförmigen, empfängnisfähigen Fruchtblattspitzen. Diese Stellung zeigt, daß bei *Gaura* die Narben normal, d. h. karinal angelegt sind. Die Ausbildung des Griffels erscheint stark gefördert. An seiner Basis wird ein schwach entwickeltes Nektarium angelegt.

Die röhrige Verlängerung zwischen Fruchtknoten und beiden Staubblattkreisen erfolgt sekundär und entspricht der Bildung bei *Clarkia* und *Oenothera*.

14. *Fuchsia gracilis* LINDL.

Die gestielten, tetrameren Knospen stehen einzeln in den Achseln frondoser Tragblätter. Ihre Orientierung ist normal: Zwei Sepalen median, zwei transversal, Fruchtblätter epipetal. Das Androeceum erscheint schwach obdiplostemon.

Abb. 54 zeigt den histologischen Aufbau eines Blütenvegetationspunktes. Ein zentraler Meristemkegel, dessen äußerste Schicht sich nur gelegentlich periklin teilt, wird von streng antiklin aufgegliedertem Subdermatogen und Dermatogen umkleidet. Die Anlage erstarkt zu einem kräftigen Sockel, dem



Abb. 55. *Fuchsia gracilis*, junge Knospe. Erläuterung im Text.

„Meristempflock“, aus dem durch Teilungen in tieferen Schichten das „Ringwallstadium“ (RAUH & REZNIK 1951) entsteht. Der etwas eingetiefte Blütenscheitel erscheint im Querschnitt mehr oder weniger rechteckig. Als Ursache könnte man die dichte Packung der jungen Organe um den Vegetationspunkt ansehen. Die Form des Blütenscheitels begünstigt auch die Förderung der beiden lateralen Kelchblätter. Ein entsprechendes Knospenstadium bei Lupenbetrachtung stellt Abb. 55 dar. Definiert man den Zeitpunkt der Kelchanlage als das Auftreten des ungegliederten Ringwalles, so erscheinen die Sepalen simultan und die beiden lateralen Phyllome sind nur im Wachstum gefördert. Sieht man jedoch erst im Entstehen einzelner, umgrenzter Primordien den Beginn des ersten Organkreises, so werden die medianen Kelchblätter mit deutlichem Zeitabstand nach den transversalen aufgewölbt (vgl. BARCIANU 1875). Die bei *Epilobium* und *Clarkia* nur schwach angedeutete Förderung der lateralen Sepalen erscheint bei *Gaura* und besonders bei *Fuchsia* deutlich ausgeprägt. Aber auch hier holen die medianen Kelchblätter den Entwicklungsrückstand rasch auf; alle Sepalen bilden eine Vorläuferspitze aus und entwickeln sich zu mächtigen, keulenförmigen Organen.

Die alternierenden Petalen differenzieren sich an der Innenkante eines schwach ausgeprägten intersepalen Wulstes aus. Ihre Primordien werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt. Die nahezu gleichzeitig ausgebildeten Kelchstaubblätter entstehen durch Querteilungen unter der zweiten Zellschale (Abb. 56). Sie entwickeln sich zu kräftigen Phyllomen. Dermatogen und Subdermatogen bleiben auch später nur antiklin gespalten.

Auf dem nächstinneren Kreis entstehen an der Wand des krugförmigen Blütenbodens, unter den Petalen, die Kronstaubblätter. Ihre Histogenese gleicht der des äußeren Staubblattkreises (Abb. 57).

Die Fruchtblätter erheben sich als Ringwall mit vier epipetalen Höckern aus Teilungen im Subdermatogen. Die Narben sind karinal ausgebildet. Eine sekundäre Verlängerung des Abschnittes zwischen Gynoeceum und Staubblättern erfolgt nach der bei *Clarkia* und *Gaura* beschriebenen Weise.

Auf Querschnitten erscheint das Androeceum im basalen Bereich rein diplostemon (Abb. 58); die epipetalen Stamina sind näher am Blütenmittelpunkt inseriert als die Kelchstaubblätter, deren Filamente jedoch länger entwickelt sind. Dadurch erklärt sich die Obdiplostemonie der Blüte im oberen Abschnitt. Der Griffel und die sich ausdifferenzierenden Antheren der episepalen Stamina drängen die Kronstaubblätter nach außen. Die unterschiedliche Biegung der Filamente bewirkt schließlich, daß die inneren Stamina die äußeren randlich decken.

15. *Circaea lutetiana* L.

Die brakteenlosen, zweizähligen Blüten sind spiralig, in jungen Stadien dicht gedrängt, um eine Hauptachse angeordnet. Die zwei Kelchblätter, die sich klappig decken, stehen transversal, die beiden Fruchtblätter und Narbenäste epipetal, entsprechend dem Diagramm von EICHLER (1875—78). Das Androeceum ist einkreisig ($A\ 2 + O$), die Lage der Stamina episepal.

Der junge Blütenvegetationspunkt entsteht an der Flanke des Inflorenzscheitels durch perikline Teilungen unter dem deutlich abgrenzbaren Subdermatogen (Abb. 59 a, c). Nach einem Erstarkungswachstum erscheint die Blütenachse im Querschnitt oval bis stumpf-rechteckig und gleicht den Formen bei *Fuchsia*.

Die beiden Kelchblätter werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt. Derivate dieser Schicht stellen auch beim weiteren Wachstum der Organe den größten Anteil an Zellmaterial (Abb. 60). Der Blütenboden zwischen beiden Phyllomen ist sehr schmal ausgebildet im Vergleich zur Breite des Sockelscheitels auf median geführten Längsschnitten (Abb. 61). Es drängt sich der Vergleich mit der Maximal- und Minimalfläche eines vegetativen Apex auf. BARCIANU (1875) glaubt bei seinen Untersuchungen an *Circaea lutetiana*, in periklinen subdermatogenen („Periblem“-)Teilungen im intersepalen Bereich die Rudimente der beiden medianen Kelchblätter zu erkennen. Diese Teilungen am Rand des $\pm$ ebenen Blütensockels führen jedoch

vielmehr zur Ausbildung eines schwachen intersepalen Wulstes und im weiteren Entwicklungsablauf zu einem Hochwachsen der Randpartien, zu einer Einsattelung der Blütenachse (Abb. 59 b, c).

An der Innenseite der Verwachsungsstellen der Sepalen differenzieren sich die Petalen aus. Periklin gespaltenes Subdermatogen wölbt die Primordien empor und baut sie auch weiter auf.

Die beiden tiefer inserierten Staubblätter entstehen ebenfalls durch Querteilungen in der zweiten Außenschicht; an der Basis der Höcker treten auch Zellen aus dem Zentralmeristem mit hinzu. Die zwei Fruchtblätter, die nur je eine Samenanlage umschließen, zeigen eine entsprechende Histogenese.

Während der weiteren Differenzierung der Blütenorgane bleiben die Petalen zunächst im Wachstum gehemmt, die beiden Staubblätter entwickeln sich rascher (Abb. 62). Transversale Längsschnitte erfassen nur die Filamente und Konnektive, die auffallend breit ausgebildet sind (Abb. 63).

An der Basis des Griffels wird zuletzt ein kragenförmiger Diskus angelegt. Lebhaft perikline Teilungstätigkeit neu meristematischer Zellen unter dem Dermatogen wölbt das Primordium auf (Abb. 63).

Auch die „stielartige Verlängerung der Blütenachse über den Fruchtknoten“ (RAIMANN 1893) ist eine sekundäre Bildung. Gleichzeitig mit der Ausdifferenzierung des Diskus tritt Streckungswachstum unter der Basis der Blütenorgane über dem Fruchtknoten auf. Dieser Impuls erfaßt besonders die Randzonen; auf Längsschnitten erscheinen gehäufte Querteilungen ausschließlich in den peripheren Zellreihen (Abb. 63). Diese randliche Zellvermehrung, verbunden mit einer allgemeinen Zellvergrößerung, führt schließlich zur Ausbildung eines schmal eingezogenen, kompakten, stielförmigen Gewebeabschnittes.

Myrtaceae

16. *Melaleuca hypericifolia* SM.

Die fünfzähligen Blüten sitzen in den Achseln von Tragblättern, die sehr bald abfallen. Die Knospen sind spiralig, dicht gedrängt um eine Hauptachse angeordnet und bilden eine ährige Infloreszenz, die nach dem Abblühen vegetativ auswachsen kann (vgl. auch *Melaleuca nesophila*, LEINS 1965). Alle Knospen eines Blütenstandes stehen auf einer ungefähr gleichen Entwicklungsstufe, nur am Grund und an der Spitze der Infloreszenz werden einige sehr kleine Blüten angelegt, die jedoch bald verkümmern. Die Knospen, die fast waagrecht von der Hauptachse abstehen, sind so orientiert, daß ein Kelchblatt adaxial und ein Fruchtblatt des dreizähligen, synkarpen Gynoeceums abaxial angelegt wird. Das adaxiale Septum ist häufig schräg zur Achse ausgebildet, die Plazenten entwickeln sich zentralwinkelständig. Die Sepalen decken sich quincuncial, meist aber unregelmäßig cochlear und stehen in älteren Stadien frei. Die Ästivation der alternierenden Krone schwankt von quincuncial über unregelmäßig bis

contort. Das Androeceum setzt sich aus fünf epipetalen Bündeln zusammen, von denen jedes 30—35 Einzelstamina umfaßt.

Der Infloreszenzscheitel ist normal aufgebaut aus ungeschichtetem Zentralmeristem und den beiden Außenlagen, die nur antiklin gestellte Wände zeigen. Die schraubig entstehenden Tragblätter werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt. Die beiden äußeren Zellschalen bauen auch weiter die in ihrem Wachstum begrenzten Brakteen auf.

Der junge Blütenvegetationspunkt in der Achsel eines Tragblattes wird durch zentrales Meristem und auch durch perikline Teilungen im Subdermatogen aufgewölbt (Abb. 64). Er wächst zu einem kräftigen, $\pm$ ebenen Sockel heran. Die Histogenese von Kelch und Krone entspricht der bei *Melaleuca nesophila* beschriebenen Entwicklung (LEINS, l. c.). Am Aufbau beider Organkreise beteiligen sich neben den Außenschichten auch Zellen des zentralen Meristems. Der Blütenscheitel erscheint in jungen Knospenstadien schüsselförmig „eingesenkt“ und vertieft sich weiter durch verstärktes Wachstum der Randpartien. Durch die gedrängte Anordnung der Blüten in der Infloreszenz erwecken die Knospen bei Lupenbetrachtung einen asymmetrischen Eindruck; die adaxialen Phyllome erscheinen gefördert. Die unterschiedliche Entwicklung gleicht sich jedoch rasch aus.

Die Kelchblätter sind zum Zeitpunkt der Petalen-Entstehung noch verhältnismäßig klein. Die Kronblätter zeigen keinerlei Wachstumshemmung und entwickeln sich kontinuierlich zu ansehnlichen Phyllomen.

Epipetal werden im weiteren Entwicklungsablauf die Primordien aufgewölbt, aus denen später die Einzelstaubblätter entspringen. Die Höcker entstehen durch perikline Teilungen im Subdermatogen und im Zentralmeristem (Abb. 65). Im Gegensatz zu *Melaleuca nesophila* (LEINS 1965) erscheint der Blütenboden auf Längsschnitten ziemlich schmal. Der Fruchtblattkreis wird als dreihöckeriger Ringwall durch Querteilungen in der zweiten Zellschale aufgewölbt. Später tritt auch zentrales Meristem hinzu.

Zwischen Fruchtknoten und Bündelanlage sind sehr bald schon vermehrte Teilungen, besonders in den Außenschichten, zu finden. Sie führen zu einer Streckung dieses Gewebeabschnittes, zu einer Verlängerung des Blütenbodens zwischen beiden Organkreisen. Der episepale Bereich wölbt sich wulstförmig gegen das Gynoeceum vor.

Die epipetalen Primordien erstarken zu kräftigen Anlagen. Sie ragen — zunächst noch ungegliedert — breit zungenförmig in den Knospenraum vor. Ursache dafür sind vermehrte Teilungen im äußeren, peripheren Bereich der Bündelanlagen. Auf Längsschnitten zeigt der Höcker die Form eines stumpfen Keils; an seiner Spitze differenziert sich das erste Einzelstaubblatt aus. Es wird, wie alle folgenden Stamina, nur aus Dermatogen und Subdermatogen aufgebaut. Querschnitte durch nahezu entwicklungsgleiche Knospenstadien erfassen meist auch schon die zwei nächsten Staubblätter, die zu beiden Seiten des ersten Stamens ohne deutlichen zeitlichen Abstand angelegt werden. Nur die

Größe des Spitzengliedes bezeugt seine Erstanlage. In wenig älteren Stadien bilden sich in den Lücken zwischen den Staubblättern der Dreiergruppe die nächsten beiden Stamina auf der Ventralfläche des Bündelhöckers aus (Abb. 66; vgl. Schema, Abb. 68).

Die Aufteilung des Primär-Primordiums erfolgt also in zwei Richtungen. Die Entwicklung der Einzelglieder setzt am höchsten Punkt ein und schreitet gleichermaßen auf den Seiten wie auch auf den Flächen des Bündelhöckers zum Blütenmittelpunkt hin. Die Einzelstamina entstehen also zentripetal, die beiden Entwicklungsebenen — lateral und serial — erscheinen durchaus gleichberechtigt (Abb. 69). Durch hyponastisches Wachstum ihrer Dorsalseiten biegen sich die Einzelstaubblätter sehr bald nach innen um. Sie erfüllen in älteren Stadien den ganzen Knospenraum. Der basale Bereich des Bündelhöckers erfährt nach seiner Aufgliederung einen Impuls verstärkten Streckungswachstums. Abb. 67 zeigt diesen Abschnitt, der sich aufrecht entwickelt, und die angeschnittenen Filamente der gekrümmten Einzelglieder.

In diesem Stadium erscheint der Fruchtknoten perigyn. In alten Knospen hat sich jedoch der hier noch konisch zulaufende Blütengrund stark verbreitert. Die freien und zunächst kegelförmig zusammenneigenden Abschnitte der Karpelle werden durch diesen Prozeß zur Peripherie hin gestreckt und stehen vor der Anthese $\pm$ waagrecht. Das Gynoeceum erscheint nun unterständig. Auf dem Rücken der Fruchtblätter entwickelt sich sekundär ein stark behaartes Nektarium.

17. *Eugenia myrtifolia* Sims.

Die gestielten Blüten, die aus den Achseln von Tragblättern entspringen, werden von zwei gegenständigen Vorblättern umhüllt. Die Brakteen fallen noch vor der Anthese ab. Zwei Kelchblätter der vierzähligen Knospen stehen median und decken die beiden transversalen Sepalen. Die beiden Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens werden in der Medianen angelegt. Die Plazentation ist zentralwinkelständig. Das Androeceum erscheint in adulten Stadien als ungegliederter Kranz aus zahlreichen Einzelstamina, der einen becherförmig verlängerten Blütenboden krönt.

Anlagefolge und Histogenese der Blütenglieder entspricht der bei *Melaleuca* beschriebenen Entwicklung weitgehend. Eingehendere Untersuchungen galten besonders der Ausgestaltung des Androeceums.

Nach der Ausgliederung von Kelch und Krone werden vier epipetale Primordien angelegt, aus denen später die Einzelstaubblätter entspringen. Periklinalteilungen im zentralen Meristem wölben die Höcker auf. Dermatogen und Subdermatogen zeigen zunächst nur antiklin gestellte Wände. Später spaltet sich — nach Längsschnitten — auch die zweite Außenschicht periklin auf, bevorzugt am oberen bzw. äußeren Primordienrand; die Anlagen wachsen dadurch flach keilförmig nach innen vor (Abb. 70). Auf Querschnitten entsprechen die Basisflächen der Petalen größenmäßig den Ansatzstellen der Bündelhöcker.

Nach der Ausdifferenzierung des Gynoeceums beginnen sich die Einzelstamina abzugliedern. Die zwei ersten Anlagen erscheinen gleichzeitig, seitlich über den äußersten Punkten des im Querschnitt $\pm$ rechteckig vorspringenden Bündelhöckers. Sie stehen unter den Rändern der Petalen und täuschen bei oberflächlicher Betrachtung episepale Zweiergruppen vor. Zwischen ihnen, epipetal, folgt dann erst das „Spitzen-Staubblatt“; mit nahezu gleicher Häufigkeit können jedoch auch zwei mittlere Stamina ausgebildet werden. Die Zahl der Anlagen schwankt offensichtlich je nach den Platzverhältnissen. In den Lücken zwischen diesen Phyllomen erscheinen auf der zum Blütenmittelpunkt hin gerichteten Ventralfläche des Primordialhöckers — zentripetal — die nächsten Einzelstamina.

Durch verstärktes Breitenwachstum der Knospen vergrößert sich der episepale Abstand zwischen den „Erstlings-Anlagen“ immer mehr. Der Zwi-

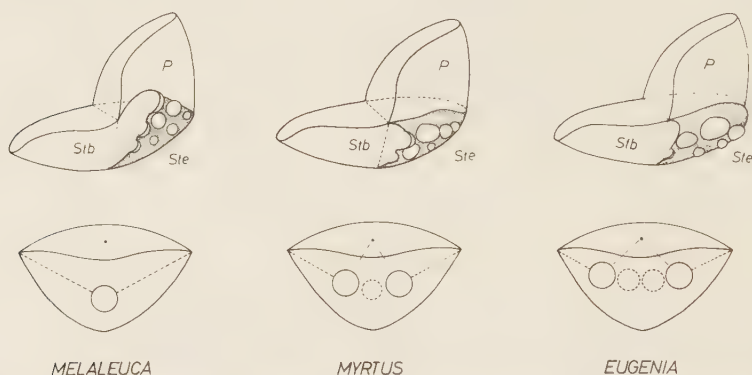


Abb. 68. Halbschematische Darstellung der Staminalbündel mit „Grundriß“-Skizzen. Petalen zur Verdeutlichung etwas aufgehoben, Petalen und Staminalbündel halb aufgeschnitten. Nähere Erläuterung im Text.

schenraum wird durch weitere Einzelstamina aufgefüllt, die kontinuierlich von beiden Seiten aus in absteigender Reihenfolge ausgegliedert werden. Die Bündelgrenzen verwischen sich dadurch rasch; die Zuordnung der Einzelstamina in alten Knospen ist kaum möglich.

Die auf der Ventralfläche des Primordiums entstehenden Organe fügen sich — den besten Platzverhältnissen folgend — in die Lücken zwischen den zuvor angelegten Stamina ein (Abb. 68). Im ganzen scheint jedoch — entsprechend der Breitenentwicklung der Knospen — die Spaltung des Bündels in seitlicher Richtung gegenüber der Aufgliederung der Fläche bevorzugt.

Die Einkrümmung der Einzelstamina und die sekundäre Streckung des Blütenbodens zwischen Fruchtknoten und Androeceum entspricht der Entwicklung bei *Melaleuca*. Eine Verlängerung des basalen Abschnittes der Primordialhöcker unterbleibt jedoch.

18. *Myrtus communis* L.

Dicht unter den fünfzähligen Blüten, deren Stiele aus den Achseln von Tragblättern entspringen, sitzen je zwei gegenständige Vorblätter. Die Anordnung der Sepalen folgt einer $\frac{2}{5}$ -Spirale; dabei steht das Kelchblatt Nr. 2 adaxial. In älteren Stadien überlappen sich die Sepalen nicht mehr. Die Aestivation der Krone ist ebenfalls quincuncial oder cochlear. Die zahlreichen Stamina lassen zunächst keine Regel in ihrer Anordnung erkennen. Ein Fruchtblatt des dreifächerigen (gelegentlich vierfächerigen) Gynoeceums wird abaxial angelegt. Die Plazenten stehen zentralwinkelständig.

Die Anordnung und Histogenese der Blütenglieder von *Myrtus* gleicht sehr der bei *Melaleuca* beschriebenen Entwicklung. Am Aufbau der alternierenden Kelch- und Kronblattkreise beteiligt sich neben Dermatogen und Subdermatogen auch zentrales Meristem. Das Kelchwachstum erscheint nicht gefördert, die Petalen entwickeln sich kontinuierlich zu kräftigen Phyllomen.

Nach ihrer Anlage entstehen epipetal aus dem schüsselförmig eingesenkten Blütenboden die Primordien, aus denen sich später die Einzelstamina ausdifferenzieren. Die Höcker sind sehr schwach ausgebildet, erscheinen kaum in den Blütenraum vorgewölbt und fallen nur durch stärkere Anfärbung auf. Ihre Ansatzflächen entsprechen in der Breite den Kronblattanlagen. Der Innenraum der Knospen zeigt auf Querschnitten die Form einer unregelmäßig fünfeckigen Wanne (Abb. 71). Die konvexen Flächen des Pentagons entsprechen den epipetalen Primordialhöckern. Der auffällige Unterschied in der Länge dieser Anlagen in einer Blüte läßt sich gelegentlich auf eine $\frac{2}{5}$ -Spirale zurückführen (meist zwei Anlagen deutlich größer als die übrigen).

Nach der Ausgliederung der Gynoeceums, das als dreihöckeriger Ringwall erscheint, entstehen die Einzelstamina aus dem Bündelprimordium. Die ersten beiden Glieder lassen sich nur auf Querschnitten erkennen: Sie bilden sich — wie bei *Eugenia* — gleichzeitig an den Seiten der gemeinsamen Anlage, und zwar an ihrem oberen bzw. äußeren Rand (entgegen der Abbildung von PAYER 1857, die ein Spitzenglied zeigt). Wenig später folgt etwas tiefer — näher zum Zentrum der Knospe hin — und einzeln das nächste Stamen zwischen den beiden ersten auf der Ventralfläche des Bündelhöckers. Nun erscheinen zwei Anlagen — wiederum etwas weiter zum Blütenmittelpunkt hin — seitlich an den Außenrändern des gemeinsamen Primordiums, dann werden die Lücken auf der Ventralfläche geschlossen. Entsprechend dem Schema Abb. 68 gliedert sich so das ganze Primordium auf.

PAYER (1857) beschreibt für *Callistemon* fünf gemeinsame Anlagen, die die „Rudimente“ der Krone und des Androeceums darstellen und die sich später in Krone und Bündelprimordium spalten. Seiner Meinung nach gilt für *Myrtus* das gleiche. Unsere Ergebnisse geben diesen Beobachtungen nicht recht. Übereinstimmend mit PAYER ist jedoch festzuhalten, daß die Anlage der Einzelstamina zentripetal verläuft und daß die innersten Staubblätter stets die jüngsten sind.

In älteren Blütenstadien, in denen sich die Stamina durch hyponastisches Wachstum zum Blütenmittelpunkt einkrümmen, läßt sich noch am Größenunterschied die verzögerte Anlage des Mittelstamens erkennen (Abb. 72). Sekundär wird ein intrastaminales Nektarium ausgebildet; Androeceum und Fruchtknoten rücken durch eine Verlängerung des Blütenbodens zwischen beiden Organkreisen auseinander.

19. *Campomanesia thea* GILG & STRAUSS

Die Orientierung und Stellung der fünf- und vierzähligen Knospen entspricht der bei *Myrtus* beschriebenen Anordnung. Die Kelchdeckung ist meist quincuncial, die der Krone häufig contort. Die Zahl der Fruchtblätter des unterständigen Gynoeceums schwankt zwischen 6—10 (LUDWIG 1952 und eigene Untersuchungen); in unserem Fall betrug sie meist neun. Die zahlreichen Staubblätter lassen zunächst keine Ordnung in ihrer Stellung erkennen.

Die Blütenentwicklung gleicht der bei *Eugenia* und *Myrtus* dargestellten nahezu völlig. Nur die Ausbildung des Androeceums sei in Einzelheiten wiedergegeben. Die fünf epipetalen Primordialhöcker sind — ähnlich wie bei *Myrtus* — nur sehr flach vorgewölbt. Sie differieren untereinander in der Länge beträchtlich. Meist erscheinen drei Bündelprimordien wesentlich größer als die beiden übrigen. Ihre Aufgliederung in Einzelstamina, die nach der Entstehung des Gynoeceums (als Ringwall, von dem sich die Fruchtblattspitzen abheben) einsetzt, zeigt große Variabilität und kann auch innerhalb einer Knospe bei den einzelnen Bündeln verschieden sein (Schema Abb. 68).

Histogenetisch bauen sich die Einzelstamina nur aus Dermatogen und Subdermatogen auf. Es wird sehr häufig — wie bei *Melaleuca* — ein deutliches Spitzenglied ausgebildet; gelegentlich überragen zwei mittlere Stamina die nachfolgenden an Größe. Oft gliedern sich auch zwei erste Anlagen an den seitlichen Rändern der Primordialhöcker — entsprechend *Myrtus* und *Eugenia* — aus; je nach den Platzverhältnissen erscheint dann zwischen ihnen, näher am Blütenmittelpunkt, ein Stamen oder ein Staubblattpaar. Die nachfolgenden Stamina fügen sich in die Lücken zwischen den zuerst angelegten Bündelgliedern ein.

Die Aufspaltung der Primordialhöcker schreitet mit zunehmendem Erstarkungswachstum der Knospen nach den Seiten hin fort und erfaßt in gleichem Maße auch die zum Blütenmittelpunkt hin geneigte Fläche des Bündels. Die Aufgliederung der Ventralseite des gemeinsamen Primordiums erscheint jedoch in der Mitte des Höckers am stärksten, sie dünnt gegen den Bündelrand hin aus. Die Grenzen zwischen den primär getrennten Anlagen verwischen sich bald. Die Einzelstamina werden durch hyponastisches Wachstum zum Zentrum der Knospe hin gekrümmt. Der Gewebeabschnitt zwischen Fruchtknoten und Androeceum verlängert sich nur wenig (Abb. 73).

III. Vergleichender Teil

1. Die Blütenhülle

Kelch und Außenkelch

Ein Vergleich der Kelchentwicklungen aller untersuchten Blüten läßt zwei verschiedene Entstehungsmodi erkennen:

a) Am histologischen Aufbau der Sepalen beteiligen sich in der ersten Gruppe, die durch die Myrtaceae vertreten wird, Dermatogen, Subdermatogen und Zentralmeristem. Die Initialteilungen treten stets in der zweiten Zellschale auf. Die Aestivation der Phyllome ist in jungen Stadien meist quincuncial (*Myrtus*, *Campomanesia* p. pte., *Melaleuca* p. pte.) oder cochlear (*Campomanesia* p. pte., *Melaleuca* p. pte.). Die Kelchblätter wachsen in dieser ersten Gruppe nur bis zu einer bestimmten Länge heran. Die übrigen Blütenorgane entstehen ohne ausgeprägten Zeitabstand nach der Anlage der Sepalen, entwickeln sich kräftig und drücken die Kelchphyllome immer stärker auseinander; diese zeigen schließlich noch vor der Anthese eine offene Aestivation (vgl. Abb. 67, 73). Zur Blütezeit erscheint der Kelch unauffällig und unscheinbar.

Der vierzählige dachziegelige Kelch von *Eugenia* läßt sich aus pentameren Formen, deren Sepalen in einer $\frac{2}{5}$ -Spirale stehen, entstanden denken. Der Zusammenhang zwischen einem tetrameren, imbrikaten und einem fünfzählig quincuncialen Kelch wurde schon in verschiedenen Verwandtschaftskreisen postuliert, z. B. bei den Capparaceen und den Brassicaceen (MERXMÜLLER & LEINS 1967) oder bei den Rutaceen am Beispiel von *Aegle marmelos* (LEINS 1967). Zur Ableitung muß die Medianstellung des Kelchblattes Nr. 1 und der gleichzeitige Ausfall des Sepalums Nr. 3 bzw. Ersatz von Nr. 3 und Nr. 5 durch ein Phyllom angenommen werden. Diese für *Eugenia* theoretische Überlegung wird durch die Untersuchungen von JAYAWEERA (1957) an *Eugenia malaccensis* bestätigt. Das Auftreten aberranter fünfzähliger Knospen spricht für eine Entwicklung von pentameren quincuncialen Formen zu den normal vierzählig imbrikaten Blüten der Gattung *Eugenia*.

b) Die Kelchaestivation ist bei den Knospen der zweiten Gruppe — sie umfaßt die übrigen untersuchten Familien — in jedem Fall klappig, die papillösen Epidermen verzahnen sich fest ineinander. Die nachfolgenden Blütenorgane werden nach einem deutlichen Zeitintervall angelegt, wenn die Sepalen bereits zu kräftigen Phyllomen erstarkt sind. Zum Teil erscheint der Kelch korollinisch, z. B. bei *Rotala* oder *Fuchsia*.

Auch in der zweiten Gruppe finden sich die Initialteilungen, die die Kelchprimordien emporwölben, im Subdermatogen. Am weiteren Aufbau dieser Organe kann sich Zentralmeristem beteiligen oder nicht. Als Extreme seien nur *Rotala* oder *Circaea* mit Sepalen, die im Längsschnitt nur drei oder vier Zellreihen stark sind (Abb. 4, 60) und *Lagerstroemia* oder *Punica* angeführt, deren

voluminöse Kelchblätter in jungen Stadien den ganzen Knospenraum erfüllen (Abb. 23, 30).

Die histogenetische Entwicklung hängt also ganz deutlich von der Mächtigkeit der Kelchblattanlagen und diese wiederum von der Gesamtgröße der Blüten ab. Kleine Knospen beruhen bei den hier untersuchten Arten nicht auf einer Abnahme der Zellgröße, sondern auf einer Verminderung der Zellzahl (vgl. *Ludwigia elegans*, Abb. 33 und *L. natans*, Abb. 39). Dadurch ergibt sich für die Sepalen in kleinen Blüten eine so schmale, wenigzellige Basisfläche, daß eine Beteiligung tieferer Schichten ausgeschlossen bleibt.

Als besondere Ausbildung müssen die zum Blütenmittelpunkt hin gekrümmten Kelchspitzen erwähnt werden, die bei den meisten Lythraceen und bei den Punicaceen auftreten. Durch dieses „Umschlagen“ ist offensichtlich ein besonders guter Knospenschutz gegeben, der durch Imprägnierung mit bestimmten Inhaltsstoffen (vgl. *Decodon*) noch verstärkt wird. Die abweichende Stellung der Sepalen bei *Rotala* — sie neigen hier spitzkegelig zusammen — läßt sich durch die Kleinheit der Knospen und die Zartheit aller übrigen Blütenorgane einer Sumpfpflanze erklären.

Die auffälligste Bildung im Kelchkreis der Lythraceen stellt der „Außenkelch“ dar. Seine Form kann variieren von kaum vorgezogenen Buchten zwischen den Kelchblättern (*Lagerstroemia*) über blattähnliche Spitzen (*Lythrum*) zu hakig gekrümmten Zipfeln (*Decodon*). Die morphologische Wertigkeit dieses Außenkelches (Epicalyx, Calyculus) unterlag verschiedenen Deutungen:

a) KOEHNE (1885, 1903 und in EICHLER 1878) interpretierte die „Kelchanhängsel“ als verwachsene Nebenblätter, analog dem Außenkelch bei *Potentilla*. Diese Ansicht könnte das Vorkommen von Stipeln im vegetativen Bereich der Lythraceen stützen.

Gegen diese Interpretation spricht jedoch die Tatsache, daß Außenkelchbildungen nicht nur in ganzen Gattungen, sondern auch bei einigen Arten einer Gattung und sogar bei den Blüten einer Art variieren oder gänzlich fehlen können (z. B. bei einigen *Rotala*-Arten; KOEHNE 1885, 1903). Nebenblätter treten im vegetativen Bereich jedoch offensichtlich konstant auf.

b) CADET (1954) stellt (nach CHEUNG & SATTLER 1967) die These auf, daß der Außenkelch mit einem eigenen Hochblattkreis zu homologisieren sei. Anatomische Untersuchungen führten ihn zu dieser Schlußfolgerung.

Gegen die Deutung des Außenkelches als eigenen Phyllomkreis läßt sich einwenden, daß auch anatomischen Untersuchungsbefunden keine uneingeschränkte Beweiskraft zugesprochen werden kann. Als Beispiel gegen die „konservative“ Ausbildung der Gefäßbündel beschreiben CHEUNG & SATTLER (1967) bei *Lythrum salicaria* leitbündelfreie Vorblätter. Ebenso sprechen eine Reihe weiterer Beispiele (HAGEMANN 1963) gegen eine morphologische Überbewertung ausschließlich anatomischer Daten.

Die Histogenese der Zwischenkelchzipfel geht vom Subdermatogen aus. Sie bietet — wie auch die „zentrifugale“ Anlage und die weitere Entwicklungs-

geschichte — kein stichhaltiges Kriterium für oder gegen eine der dargestellten Deutungen.

c) Als neue Deutungsmöglichkeit schlagen wir — nach eigenen Untersuchungen — vor, die Zwischenkelchzipfel als bloße Auswüchse der Verwachsungsstellen zwischen den Sepalen zu betrachten. Der Außenkelch ist so als Emergenz der Zwischenkelchbuchten zu werten. Mit dieser Interpretation erklärt sich die Varianz im Auftreten der Bildung von selbst, da Vorkommen und Stellung von Emergenzen morphologisch nicht festgelegt sind. Auch die anatomischen Befunde fügen sich dieser Deutung: Die „Beziehungen zwischen Anlage und Bildungsprodukt“ (v. GUTTENBERG 1960) bestimmen die jeweils unterschiedliche Ausbildung des Leitbündelsystems. Für eine Deutung des Außenkelches als Sinusemergenz spricht auch die Entwicklungsgeschichte; sie gleicht völlig der Ausbildung kommissuraler Narben (vgl. Narbenentwicklung bei *Epilobium*, Abb. 49): Anlage aus subepidermalem Gewebe, Einstellung des Wachstums der eigentlichen Phyllomspitzen und Emporwölbung der Verwachsungswülste zu freien Zipfeln. Die Emergenznatur der Kommissuralnarben steht in den meisten Fällen außer Zweifel.

Petalen-Entwicklung

Die Kronblatthistogenese ist bei allen untersuchten Arten gleich: Die Initialteilungen, die zur Aufwölbung der Primordien führen, treten stets im Subdermatogen auf; auch beim weiteren Aufbau der Organe stellen die beiden Außenschichten den Hauptanteil des Zellmaterials. In der eigentlichen Entwicklung der Petalen — in Zeitpunkt und Ort der Anlagen, in Wachstumsgeschwindigkeit und -richtung — treten zwischen den vier untersuchten Familien deutliche Unterschiede auf:

a) Myrtaceae:

Die Ausgliederung der Kronblätter erfolgt akropetal unmittelbar nach der Anlage der Sepalen. Die breiten Höcker gleichen denen der Kelchphyllome in Form und Größe und entwickeln sich kontinuierlich zu kräftigen, robusten Organen. In älteren Stadien überholen die Kronblätter den Kelch an Länge und übernehmen die Knospenschutzfunktion (Abb. 65, 66, 67, 73).

b) Onagraceae:

Die Petalen entstehen bei den untersuchten Vertretern dieser Familie mit deutlichem Abstand nach dem Kelchkreis, der bereits mächtig entwickelt ist. Im zeitlichen Verhältnis zu den episepalen Stamina können sie vor diesen — entsprechend einer normal akropetalen Abfolge (z. B. bei *Ludwigia arcuata*, *Oenothera biennis*, *Gaura biennis*, *Circaea lutetiana*) —, gleichzeitig mit ihnen (bei *Epilobium*, *Clarkia*, *Fuchsia*) oder sogar nach ihnen auftreten (*Ludwigia natans*). Das Wachstum der meist sehr schmalen Petalen-Primordien erscheint

stets gehemmt. Die zarten Phyllome erreichen erst kurz vor der Anthese ihre volle Größe.

Die Erscheinung der Größenabnahme, der allgemeinen Wachstumshemmung und der schrittweise verzögerten Anlagefolge müssen als Tendenz zur Reduktion der Kronblätter verstanden werden. Ähnliche Verhältnisse mit entsprechender Interpretation beschreibt GELIUS (1967) bei den Saxifragales s. l. Einen klaren Beweis für die Richtigkeit der Reduktionshypothese bietet die Sektion *Dantia* (DC.) MUNZ der Gattung *Ludwigia*. Die Entwicklung führt innerhalb dieser Gruppe von ansehnlichen, normal angelegten Kronblättern (*L. arcuata*, Abb. 37, 38) über unscheinbare, verzögert ausgebildete Petalen (*L. natans*, Abb. 39, 40), zu völliger Apopetalie (*L. palustris*, Abb. 42), also zu sekundärem Verlust des Kronblattkreises.

c) Punicaceae:

Die mit den Sepalen alternierenden Petalen fügen sich normal in die akropetale Anlagefolge der Blütenglieder ein. Die Phyllome bleiben jedoch im Wachstum zunächst hinter den Staub- und Fruchtblättern zurück. Die auffällige Neigung der Petalen zum Blütenmittelpunkt hin wird durch die entsprechende Lage der dicht zusammenschließenden Sepalen hervorgerufen (Abb. 31). Die engen Platzverhältnisse in den Knospen vor der Anthese verursachen die Knitterung der erst zu diesem Zeitpunkt auswachsenden Petalen.

d) Lythraceae:

In dieser Familie fallen zwei Besonderheiten bei der Entwicklung der Petalen auf:

Der Zeitpunkt der Ausgliederung — meist nach der Anlage aller übrigen Blütenglieder — der einer akropetalen Sukzession scheinbar völlig widerspricht.

Der Entstehungsort am oberen Rand der Innenflanke eines Tubus, von dem die Kelchblattspitzen frei aufragen (Abb. 5, 6, 13, 14, 15, 17, 22, 23).

Beide Erscheinungen sind eng verknüpft und sollen gemeinsam betrachtet werden. Für die Deutung der morphologischen Natur des peripheren, röhrenartigen Abschnittes zwischen Kelchzipfel und Staubblattkreisen bieten sich drei Möglichkeiten an:

1. Die Annahme eines Achsenbechers (CADET 1954, nach CHEUNG & SATTLER 1967). Dagegen spricht das Fehlen des Zentralmeristems bei der Histogenese des Tubus, die der Aufwölbung der Sepalen aus Dermatogen und Subdermatogen gleicht und als „blattartig“ bezeichnet werden kann (KAUSMANN 1941, v. GUTTENBERG 1960). Für den Blattcharakter zumindest des oberen Kelchteiles, tritt schon KOEHNE (1885) ein.

2. Die Hypothese einer „Blatt- auf Blatt-Entstehung“ der Petalen auf den Sepalen, die CHEUNG & SATTLER (1967) postulieren; diese theoretische

Überlegung widerspricht jedoch allen diesbezüglichen morphologischen Erfahrungen.

3. Die Forderung einer congenitalen Verwachsung zwischen Kelch und intersepalem Bereich mit dem Kronblattprimordium, eine Denkmöglichkeit, die auch bei CHEUNG & SATTLER (l. c.) anklingt: "... unless one assumes congenital fusions between the calyx tube and the petals".

Diese letzte Interpretation dürfte der tatsächlichen Entwicklungsgeschichte der Blüten am besten entsprechen. Der bereits erwähnte Blattcharakter des Tubus-Abschnittes läßt sich bei *Rotala* durch das Zellbild bestätigen; es zeigt nur Derivate des Subdermatogens, die von Dermatogen umkleidet werden (Abb. 5). Auf Längsabschnitten erscheint der intersepale Bereich jedoch ungefähr nochmals so breit wie der Kelch (vgl. Abb. 6 a, 7; ähnlich auch bei *Decodon*, Abb. 12) und gibt damit seine Doppelnatur als Verwachsungsprodukt zu erkennen. Die freien Spitzen der Petalen wölben sich erst nach der Entstehung aller übrigen Blütenorgane auf. Die akropetale Sukzession wird also durch die Anlagenfolge: Kelch — Zwischenkelch und Krone congenital verwachsen — Staubblätter — Fruchtknoten — Spitze der Kronblätter, wiedergegeben. Daß der Zeitpunkt der Abgliederung der Petalenspitze gelegentlich noch nicht (oder nicht mehr) fixiert sein kann, lehrt die Entwicklungsgeschichte von *Decodon*. Diese Varianz im Zeitpunkt der Ausgliederung des Kronblattkreises zeigt einen Weg, wie die zentripetale Anlagefolge der verwachsenen Organe durch eine Verzögerung in der Ausdifferenzierung der freien Kronblattspitzen sekundär überdeckt werden kann.

Der röhrige Abschnitt der Lythraceen-Blüte (von der Peripherie bis zu den Staubblattkreisen) kann als „Perianth-Röhre“ bezeichnet werden. Der Ausdruck gilt für diesen Bereich beschreibend — Aufbau aus Kelch und Krone — und auch entwicklungsgeschichtlich, als congenitale Verwachsung beider Phyllokreise. Leider wurde diese Bezeichnung auch für den verlängerten Blütenboden zwischen Fruchtknoten und Staubblättern verwendet (BONNER 1948), in diesem Fall — selbst bei rein deskriptiver Betrachtung — unzulässig, da Stamina nicht zur Blütenhülle zu rechnen sind.

Auch bei *Lagerstroemia* kann, analog zu *Lythrum*, *Decodon* und *Rotala*, eine Perianth-Röhre angenommen werden, auch wenn hier — entsprechend der Mächtigkeit der Knospen und damit auch der Anlagen — basal im intersepalen Bereich eine Beteiligung des Zentralmeristems am Aufbau des Tubus nicht auszuschließen ist.

Die Wachstumshemmung der Kronblattanlagen, die erst kurz vor der Anthese auswachsen und — entsprechend den Punicaceen — aus Platznot stark geknittert sind, kann allgemein als Reduktionserscheinung gedeutet werden; eine ganze Reihe von Arten verschiedener Lythraceen-Gattungen entwickeln sich konstant apopetal (KOEHNE 1885).

Eine zusammenfassende Betrachtung zeigt zwei verschiedene Modi der

akropetalen Perianthentwicklung innerhalb dieser Familiengruppe der Myrtales s. l. (vgl. GELIUS 1967 mit vergleichbaren Ergebnissen bei den Saxifragales s. l.):

a) Die Petalen entsprechen in ihrer Anlage den Sepalen und überholen sie im Laufe der Entwicklung; die Deckung von Kelch und Krone ist cochlear oder quincuncial: Myrtaceae.

b) Die Petalen entstehen verzögert und bleiben im Wachstum zunächst hinter den übrigen Blütenorganen zurück. Diese Erscheinung ist als allmähliche Reduktion zu deuten, die schrittweise zu Apopetalie führt. Die Kelchdeckung ist immer klappig, die der Krone häufig contort oder frei.

Die Petalen entsprechen in ihrer Stellung stets der der Kelchblätter:

Sie neigen sich bei glatter Knospenlage spitzkegelig zusammen (Onagraceae und einige Lythraceae).

Sie sind mit geknitterter Knospenlage zum Blütenmittelpunkt hin gekrümmt bei den Lythraceae (meist) und den Punicaceae.

Der Tubusabschnitt zwischen Kelchzipfel und Androeceum bei den Lythraceae stellt eine „Perianth-Röhre“ dar, die durch congenitale Verwachsung der Glieder der Blütenhülle untereinander entstanden zu denken ist. Der Außenkelch wird als Sinusemergenz der Verwachsungsstellen der Sepalen gedeutet.

2. Das Androeceum

Sekundär polyandrisches Androeceum

Bei den untersuchten polyandrischen Formen der Familien der Myrtaceae, Lythraceae und Punicaceae entstehen die Einzelstamina stets aus gemeinsamen Primordialhöckern oder aus einem entsprechenden Ringwall. Die primär ungegliederten Bündelanlagen werden durch perikline Teilungen im Subdermatogen und im Zentralmeristem aufgewölbt, die Einzelstamina bauen sich nur aus den beiden äußeren Zellschalen auf. Eine ähnliche histogenetische Differenzierung wurde in den letzten Jahren bei mehreren polyandrischen Formen verschiedener Verwandtschaftskreise beschrieben (LEINS 1964 an *Hypericum*, HIEPKO 1965 an *Paeonia*, LEINS 1965 an *Melaleuca nesophila*, GELIUS 1967 bei *Philadelphus*, LEINS 1967 an *Aegle marmelos*). Diese Histogenese wurde als Teilkriterium für die Homologie der Staminalbündel oder -gruppen mit einfachen („gefiederten“) Phyllomen gewertet.

Die Annahme eines sekundären Dédoublements liegt auch für alle untersuchten polyandrischen Arten der Myrtales s. l. nahe.

In der Entstehungsfolge der Einzelstamina und in ihrer späteren Ausgestaltung lassen sich zwei grundlegend verschiedene Gruppen erkennen:

1. Bei den Myrtaceen nimmt das Alter der Bündelglieder zum Blütenmittelpunkt hin ab, die jüngsten Einzelstamina stehen dem Zentrum am nächsten, die Anlagefolge ist zentripetal. Die Filamente und Antheren erscheinen basal zum Blütenmittelpunkt hin gekrümmt.

2. Bei *Lagerstroemia* und *Punica* schreitet die Aufwölbung der Einzelstamina vom Mittelpunkt der Knospen zur Peripherie hin fort, die jüngsten Primordien gliedern sich vor den Perianthkreisen aus, die Entstehungsfolge ist zentrifugal. Die Filamente ragen $\pm$ aufrecht empor; in sehr alten Knospen können sie sich subapikal regellos umbiegen.

Im zweiten Fall tritt im Verlauf der Entwicklung eine Förderung der peripheren Einzelstamina auf, durch die der anfängliche Größenunterschied ausgeglichen, z. T. sogar umgekehrt wird. In älteren Knospenstadien ist bei *Lagerstroemia* und *Punica* kein Hinweis auf die primäre Anlagenfolge zu finden (Abb. 25, 32).

Auf die unterschiedlichen Androecealtypen soll im folgenden näher eingegangen werden. Dabei sei ausdrücklich betont, daß die Bezeichnungen „zentrifugal“ und „zentripetal“ in dieser Arbeit stets für ein sekundär polyandrisches Androeceum gelten und in jedem Fall die Anlagefolge der Einzelstamina in bezug auf den Blütenmittelpunkt charakterisieren; die Entstehungsrichtung der Bündelglieder in bezug auf ihren Primordialhöcker ist stets basipetal (vgl. LEINS 1964 b, c).

Zentripetal polyandrisches Androeceum:

Die Anlage der Einzelstamina geht bei den untersuchten Arten der Myrtaceae stets von einer dem Perianth isomeren Zahl von Bildungszentren aus und schreitet von deren höchstem Punkt zum Knospenzentrum hin fort. Die Primordialhöcker sind z. T. nur schwach und undeutlich vorgewölbt; dies mag der Grund dafür sein, daß bei den Myrtaceae früher „echte“, zyklische Polyandrie beschrieben wurde (z. B. EICHLER 1875—78).

Im beschreibenden Teil wurde die bei den einzelnen Myrtaceen-Arten variierende Aufgliederung der Primordialhöcker dargestellt. Es bleibt die Frage zu klären, warum im einen Fall ein Spitzenglied auftritt, und im anderen Fall zwei Einzelstamina als „Erstlings-Anlagen“ erscheinen. Eine Denkmöglichkeit soll das Schema Abb. 68 (s. S. 246) verdeutlichen.

Die Anordnung der ersten Bündelglieder wird bestimmt durch den Grad der Vorwölbung eines Primordialhöckers. Je weiter dieser in den Blütenraum vorragt, desto größer ist der Abstand seines höchsten Punktes von der Petalum-Basis. Überschreitet dieser direkte Abstand einen Minimalwert, dann kann ein Spitzenglied ausgebildet werden (*Melaleuca*). Ist die Bündelanlage jedoch nur schwach vorgewölbt, wird der Minimalabstand nur in zwei Diagonalen erreicht; es entsteht zuerst ein Paar Einzelstamina. Die Größe des Winkels, unter dem sich die beiden Diagonalen im Mittelpunkt des Petalums schneiden, ist Ausdruck für die Entwicklung eines tiefer liegenden „Spitzengliedes“ (*Myrtus*) oder zweier mittlerer Einzelstamina (*Eugenia*).

Melaleuca hypericifolia bietet sich zu einer Gegenüberstellung mit *Hypericum hookerianum* (LEINS 1964 b) an. Die jeweils fünfzähligen Blüten

mit quincuncialer Kelchdeckung gleichen sich in der Ausbildung des Perianths und der den Petalen superponierten Primordialhöckern. In beiden Beispielen (vgl. Abb. 74) erfolgt die Ausbildung eines Spitzengliedes am höchsten Punkt der Staminalbündel, in beiden Fällen wird die freie Fläche der Primordialhöcker (Dorsalseite bei *Hypericum*, Ventralseite bei *Melaleuca*, vgl. LEINS 1964 c) basipetal in zahlreiche Einzelorgane aufgespalten.

Different ist bei den Knospen die Form des Blütenbodens, der bei *Hypericum* konvex aufgewölbt, bei *Melaleuca* konkav eingesenkt erscheint. Darin vermutet LEINS (1964 c) einen Zusammenhang mit der unterschiedlichen Entstehungsfolge der Einzelanlagen in bezug auf den Blütenmittelpunkt.

HIEPKO (1964) wies am Beispiel von *Paeonia* darauf hin, daß die Gestalt des Blütenbodens und die Anlagerichtung der Einzelstamina nicht in allen Fällen voneinander abhängig sind. Dies gilt auch für *Punica* (vgl. Abb. 74): Der Ringwall wird am konkaven Blütenscheitel aufgewölbt, gliedert sich jedoch zentrifugal in zahlreiche Einzelorgane auf. Um die Theorie von einer Korre-



Abb. 74. Anlagerichtung der Einzelstamina und Gestalt des Blütenbodens; Erläuterungen im Text (halbschematisch, *Hypericum* verändert nach LEINS 1964 b).

lation zwischen der Form des Blütenapex und der Anlagerichtung der Spaltprodukte — wie stets in bezug auf den Knospenmittelpunkt — aufrechtzuerhalten, müßte man die sekundäre Einsattelung eines konvexen Blütenbodens annehmen. Die Ontogenese bestätigt diese Denkmöglichkeit für *Punica* nicht: Der junge Blütenapex zeigt frühzeitig eine schüssel- bis trogförmige Gestalt. Eine entsprechende Ableitung in phylogenetischer Hinsicht kann bis jetzt nur hypothetisch sein.

Ungeklärt bleibt vorläufig noch das Problem der Alternanzstörung bei allen untersuchten Myrtaceen-Arten. Die Anlage der Primordialhöcker räumlich vor den Petalen widerspricht der HOFMEISTERSchen Regel, nach der sich die Bündelanlagen zwischen den Kronblättern ausbilden müßten.

HOFMEISTER (1868) vertritt die Meinung, daß sich nachfolgende Organkreise in die größten Lücken vor oder zwischen den zuvor ausgebildeten Anla-

gen schmiegen. Die dazu gegensätzlichen Befunde bei den Myrtaceen stützen die Annahme eines einfachen, haplostemonen Phyllomkreises, der durch zentripetales Dédoublement „aufgefiedert“ wurde, und dessen alternierender epise-paler Kreis ausgefallen ist. Bei Haplostemonie tritt ja häufig eine durch Reduktion bedingte Alternanzstörung auf (vgl. *Ludwigia palustris*). Um der Klärung dieser Frage näherzukommen sind weitere Untersuchungen, besonders an Sippen wie *Darwinia*, *Verticordia*, *Actinodium*, *Chamaelaucium* notwendig; von ihnen standen mir leider keine Knospen zur Verfügung. Ihr Diagramm zeigt auch epise-pale Staubblätter oder Staminalgruppen.

Zentrifugal polyandrisches Androeceum:

Lagerstroemia stellt die einzige polyandrische Art unter den bearbeiteten Lythraceen dar. Ihre Ontogenese wirft eine Reihe von Problemen auf:

Das Androeceum von *Lagerstroemia* könnte als diplostemon angenommen werden, wobei sich ein Kreis — die Kronstaubblätter — durch Dédoublement vielgliedrig aufspaltet. Diese Deutung wird durch die Anlagefolge und Stellung der Staminalkreise kompliziert. Die epipetalen Primordialhöcker wölben sich zeitlich vor den epise-palen Stamina auf. Räumlich reichen die äußeren Begrenzungen der Staminalgruppen weiter an die Peripherie, als die der epise-palen Staubblätter (Abb. 24, 27).

Die Lage der Kelchstamina bei *Lagerstroemia* unterscheidet sich auch von den bei anderen Lythraceen (*Decodon*, *Lythrum*) dargestellten Verhältnissen; die epise-palen Staubblätter werden in diesen Fällen an der Basis der „Perianth-Röhre“ soweit außen wie nur möglich — ja sogar etwas am Tubus hinauf reichend (Abb. 12, 13, 16 a) — angelegt, bei *Lagerstroemia* jedoch mehr zentral zwischen Fruchtknoten und Perianth-Röhre (Abb. 21).

Das Androeceum von *Lagerstroemia* folgt also nicht dem allgemeinen Schema der Diplostemonie und widerspricht in der Stellung seiner Kelchstaubblätter auch der gemeinhin gültigen Erfahrung, daß Phyllomprimordien sich stets in größtmöglicher Entfernung vom Blütenmittelpunkt ausgliedern.

Die Interpretation der Stellungsverhältnisse der Blütenorgane bei *Lagerstroemia* muß notgedrungen hypothetisch bleiben, da sie sich nur auf die Untersuchungsergebnisse an dieser einen Art (*L. indica*) stützen kann. Genaue Kenntnisse über die Ontogenese verschiedener polyandrischer Lythraceen (z. B. *Lawsonia*, *Physocalymma*, *Lafoensia*, *Heimia* u. a.) und besonders auch von *Lagerstroemia flos reginae* (*L. speciosa*) — ihr Androeceum besteht aus sechs epise-palen Staminalbündeln (KOEHN 1885, 1903) — sind Voraussetzung, um eine gesicherte Deutung zu gewährleisten; leider standen mir keine Knospen dieser Sippen zur Verfügung.

Abschließend sei auf eine zumindest formale Übereinstimmung in der Anordnung der Staminalbündel von *Lagerstroemia indica* mit den in epipetalen Doppelreihen ausgebildeten Androecealgliedern bei verschiedenen Malvaceen hingewiesen (PAYER 1857, VAN HEEL 1966) oder auf die entfernte Ähnlichkeit,

die zu dem Diagramm von *Tilia platyphyllos* (VAN HEEL l. c., allerdings mit episepalen Staubblattreihen) besteht.

Auch das polyandrische Androeceum von *Punica* zeigt eine zentrifugale Anlageform seiner Einzelstamina, die auf einem Ringwall ausgegliedert werden. Der Blütenboden erscheint jedoch konkav (s. oben!). Die gemeinsame Primordialzone, die keine Unterteilung erkennen läßt, kann als Verwachsungsprodukt mehrerer Bündelanlagen, die selbst sekundär dédoublierte Phyllome darstellen, aufgefaßt werden. Diese Theorie steht im Gegensatz zu der Annahme eines vielgliedrigen, jedoch aus ganzen Staubblättern zusammengesetzten, mehrkreisigen Androeceums (HOFMEISTER 1868, ČELAKOVSKÝ 1894, HUBER 1963). Diese Interpretation ging von der Voraussetzung einer im Bezug auf den Blütenmittelpunkt zentripetalen Anlageform der Staubblätter aus: Die Einzelstamina von *Punica* zeigen jedoch eine entgegengesetzte Entstehungsrichtung.

Aufgrund der im beschreibenden Teil erwähnten praktischen Schwierigkeiten ließ sich die Anordnung der ersten Bündelglieder, die einen gewissen



Abb. 75. Mögliche Entwicklung des Ringwalls bei *Punica*; weitere Erläuterungen im Text.

Aufschluß über die Zahl der beteiligten primordialen Höcker geben könnte, nicht eruieren. Man wird jedoch nicht ganz fehl gehen mit der Annahme, daß der Ringwall theoretisch aus dem Perianth isomeren oder in doppelter Anzahl vorhandenen Einzelphyllomen entstanden ist.

НІЕКО (1964) beschreibt bei *Paeonia* fünf Staminalgruppen, deren Grenzen sich rasch verwischen und deren Spaltprodukte unregelmäßig angeordnet sind. Denkt man sich die Tendenz zur Aufhebung der Bündelgrenzen verstärkt und ihre Verwirklichung in den Zeitraum vor der Ausgliederung der Primordialhöcker vorverlegt, so entsteht ein geschlossener Ringwall. Diese Entwicklungsrichtung mag bei *Punica* noch durch die mögliche hohe Zahl der Blütenglieder (5—9) verstärkt werden (vgl. Abb. 75); bei einem Postulat der Isomerie oder gar der „Diplostemonie“ der beteiligten Bündelanlagen, nähern sich diese bei zyklischer Anordnung ohnehin einem $\pm$ ungegliederten Kreis.

Bei einem zusammenfassenden Überblick über die untersuchten, sekundär polyandrischen Formen der Myrtales s. l. gilt ein Befund für beide Androeceal-Typen: Bei den Myrtaceae und bei *Lagerstroemia* geht die Anlage der Einzelstaubblätter von Bildungszentren aus. Für die Deutung der Primordialhöcker als einfache Phyllomkreise, die durch sekundäres Dédoublement viel-

gliedrig wurden, spricht (vgl. LEINS 1964 b, c, HIEPKO 1964 mit ähnlichen Schlußfolgerungen)

das Auftreten definierter Primordialhöcker oder eines Ringwalles, ihre Einfügung in die Entwicklungsfolge der übrigen Blütenorgane, ihre Histogenese und die ihrer Glieder und ihre späte „Auffliederung“ in Einzelstamina.

Obdiplostemonous Androeceum

In den letzten Jahren erschienen einige grundlegende Arbeiten zur Frage der Obdiplostemonie, deren Schlußfolgerungen weitgehend übereinstimmen und die das Problem der scheinbaren Alternanz- und Sukzessionsstörung nahezu erschöpften (vgl. LEINS 1964 a, ECKERT 1966, GELIUS 1967). Die in verschiedenen Verwandtschaftskreisen gewonnenen Befunde gleichen weitgehend den Daten, die die Untersuchungen einiger obdiplostemoner Formen der Myrtales s. l. lieferten; diese Ergebnisse seien hier nur zur Übersicht und der Vollständigkeit halber kurz zusammengefaßt:

Im Bereich der bearbeiteten Formen der Myrtales s. l. mit zwei-kreisigem Androeceum — *Lythrum*, *Decodon* und die meisten Onagraceae fallen unter diese Gruppe — variiert die Histogenese der Staubblätter je nach dem Grad der Beteiligung des Zentralmeristems. Bei den nur schwach ausgebildeten Kronstamina von *Decodon* oder *Clarkia* z. B., die sich weitgehend nur aus periklin geteiltem Subdermatogen aufbauen (Abb. 13, 50), tritt Zentralmeristem nur an der Basis der Phyllome hinzu. Die Histogenese der kräftigeren epipetalen Staubblätter von *Oenothera* gleicht der der Kelchstamina, die beiden äußersten Zellschalen zeigen nur antiklin gestellte Wände (Abb. 46). Zieht man zum Vergleich noch die untersuchten haplostemonen Formen der Gattung *Ludwigia* mit heran, so erscheint deren Staminalkreis nur von Derivaten des Subdermatogens aufgebaut und von dem sich antiklin teilenden Dermatogen umhüllt.

Aus dieser Zusammenstellung verschiedener Möglichkeiten der Staubblatthistogenese erhellt, daß auch im Androecealbereich die Größe der Anlagen bzw. die Viel- oder Wenigzelligkeit ihrer Basisflächen für die Schichtenbeteiligung verantwortlich sind, entsprechend den für die Kelchentwicklung dargestellten Verhältnissen.

Bei allen hier beschriebenen Formen mit zwei Staubblattkreisen (außer *Ludwigia elegans*) wölben sich die Kronstamina stets in zeitlichem Abstand nach den Kelchstaubblättern auf. Die räumliche Anlage erfolgt meist auf ausgeprägt konzentrischen Kreisen (auf dem inneren entspringen die epipetalen Stamina, z. B. bei *Clarkia*, Abb. 51); ihr Abstand kann sich immer mehr verringern und endlich zu einer Insertion auf nahezu einem Kreis führen (z. B. *Decodon*, Abb. 9). Auch in diesem Fall liegen die äußeren Begrenzungen der Kronstaubblätter — sie sind schwächer ausgebildet — näher am Blütenmittelpunkt als die Außenränder der Kelchstamina.

Die primäre Anlage der Staubblattkreise ist also stets — räumlich und zeitlich — diplostemon. Damit bleibt die Alternanz der Blütenglieder und ihre akropetale Sukzession gewahrt. Das obdiplostemone Erscheinungsbild ergibt sich aus dem diplostemonen Androeceum in jedem Fall durch primäre Größenunterschiede und sekundäre Wachstumsvorgänge:

durch die verschiedene Mächtigkeit der Kelch- und Kronstaubblattanlagen,

durch die Kleinheit der Petalen bzw. durch die größere räumliche Entfernung von Kronblättern und Staminalkreisen als Folge der Ausbildung einer Perianthröhre,

durch unterschiedliche Wuchsrichtung der Stamina bzw. stärkere Krümmung der Kelchstaubblätter zum Blütenmittelpunkt hin,

durch sekundäre Hebungs- und Streckungsprozesse am Blütenboden älterer Stadien, die den epipetalen Bereich stärker erfassen.

Ein „obdiplostemones“ Androeceum entsteht bei den untersuchten Arten durch Zusammenwirken mehrerer oder aller dieser Punkte. Der Begriff „Obdiplostemonie“ kann also nur den Zustand eines älteren Knospenstadiums beschreiben und nichts über die Anlage der Staminalkreise aussagen (vgl. LEINS 1964 a, ECKERT 1966); er sollte in Zukunft nur mehr deskriptiv verwendet werden.

Zahlreiche Morphologen bemühten sich um eine Deutung der Obdiplostemonie. ECKERT (l. c.) diskutierte die verschiedenen Interpretationsmöglichkeiten und gab einer Theorie besonderen Vorzug, nämlich der Erklärung der Obdiplostemonie durch Verschiebung der Staminalkreise auf Grund einer Förderung der Kelchblattsektoren (ČELAKOVSKÝ 1875, EICHLER 1875—78, bes. STROEBL 1925).

STROEBL (l. c.) belegte seine Theorie auch mit Beispielen aus der Familie der Onagraceen. Unsere Befunde stimmen mit seinen Ergebnissen überein. Der Hauptgrund für das Auftreten der Obdiplostemonie sind sekundäre Verschiebungsvorgänge im Wachstum der alternierenden Stamina und in ihrer Stellung am Blütenboden. Sie sind stets korreliert mit einer kräftigen Ausbildung des Kelches und der episepalen Stamina und einem schwächeren Erscheinungsbild der Krone und der ihr superponierten Stamina.

STROEBLS Annahme geförderter Kelchblattsektoren muß jedoch etwas modifiziert werden im Hinblick auf die Stellung der Fruchtblätter, die bei Obdiplostemonie meist epipetal, also zwischen den bevorzugten Bereichen entstehen. Es scheint uns daher eindeutiger, von geförderten (im beschreibenden Sinn) Kelch- und Kelchstaubblattsegmenten — statt Sektoren — zu sprechen, oder umgekehrt von einer schrittweisen Reduktion des Kron-Kronstaubblatt-Bereiches, die von Diplostemonie (*Oenothera*) zu Obdiplostemonie im Erscheinungsbild (*Epilobium*, *Gaura*) zu Haplostemonie (Stamina episepal!) mit wohl ausgebildeten Petalen (*Ludwigia arcuata*) und schließlich zu Haplostemonie mit Apopetalie (*L. palustris*) führt.

In diese Reihe ließe sich auch die bisher ausgeklammerte *Ludwigia elegans* einfügen; sie soll im folgenden Absatz eigens behandelt werden.

Stamen-Petalum-Komplex

BARCIANU (1875), EICHLER (1875—78) und jüngst auch PANKOW (1966) vertraten die Ansicht, daß bei den Onagraceen Kronblätter und epipetale Stamina aus einem gemeinsamen Primordium entspringen. Diese Befunde konnten durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt werden; die Kronblätter entstehen frei. Das einem Stamen-Petalum-Komplex ähnliche Erscheinungsbild älterer Knospenstadien kommt durch sekundäre Vorgänge zustande. Die Petalum-Basis wird durch die sich entwickelnden, räumlich vor ihnen angelegten Kronstamina mit aufgewölbt.

Die einzige Ausnahme von dieser Regel bildet *Ludwigia elegans*: Aus einem intersepalen Höcker entspringen über einer gemeinsamen Basis Kronblatt und Kronstamen nahezu gleichzeitig. Die noch undifferenzierte „Doppel“-Anlage entsteht nach den Kelchphyllomen, ihre Aufspaltung erfolgt nach der Ausgliederung der episepalen Stamina. Dabei erscheinen die Kronstaubblätter weiter an der Peripherie inseriert als die alternierenden Kelchstamina.

Ludwigia elegans ließe sich theoretisch in die am Schluß des vorigen Kapitels aufgestellte Reduktionsreihe (zwischen *Gaura* und *Ludwigia arcuata*) als Zwischenglied einfügen: Die immer mehr nach außen, an die Peripherie rückenden Kronstamina verschmelzen schließlich congenital mit den Petalen-Primordien. Diese Annahme entspricht um so mehr, als bei nahe verwandten Sippen der gleichen Gattung Haplostemonie auftritt, d. h. die epipetalen Stamina sind dann gänzlich ausgefallen. Wie schon erwähnt, erscheint bei Rückbildung eines Organs häufig die Alternanz der Blütenglieder gestört.

Allgemein wäre noch hinzuzufügen, daß die Bezeichnung „Stamen-Petalum-Komplex“ auf solche Formen beschränkt bleiben sollte, bei denen Kronblatt und epipetales Stamen aus einem primär einheitlichen Höcker über einer gemeinsamen Basis ausdifferenziert werden. Alle durch sekundäre Verschiebungen erreichten entsprechenden Erscheinungsformen fallen nicht unter diesen Begriff. Die Einschränkung der Bezeichnung möge ein weiterer Schritt zu einer wünschenswerten Einheitlichkeit in der Benützung der verschiedenen Termini sein.

3. Das Gynoeceum

Die Histogenese der Fruchtblätter geht bei allen untersuchten Arten vom Subdermatogen aus. Das Gynoeceum wird stets als $\pm$ deutlicher Ringwall angelegt, von dem sich die Spitzen der Karpelle abheben. Meist ist die Zahl der Fruchtblätter den übrigen Blütengliedern isomer (Ausnahme: *Decodon*, *Lythrum*, alle untersuchten Myrtaceen). In allen diesen Fällen (außer *Lagerstroemia*) stehen die Karpelle epipetal. Bei *Rotala*, *Circaea* und *Ludwigia* Sekktion *Dantia*, d. h. bei allen haplostemonen Formen, deren Kronstaubblattkreis

ausgefallen ist, entspricht diese Anordnung einer Fortführung der normalen Alternanz.

Bei den übrigen bearbeiteten Onagraceen scheint eine Störung in der stets abwechselnden Reihung der Blütenglieder aufzutreten. Diese Abweichung läßt sich durch die HOFMEISTERSche Regel (1868) erklären, nach der sich Phyllomkreise stets in den größten Lücken — ohne Rücksicht auf die Alternanz — den besten Platzverhältnissen entsprechend ausdifferenzieren.

Die Kronstamina sind bei allen untersuchten Onagraceen schwächer ausgebildet als die Kelchstaubblätter. Die Innenränder der epipetalen Stamina stehen meist auf einem größeren Kreis als die des alternierenden Staubblattwirtels. Entspringen beide Staminalkreise in gleichem Abstand vom Blütenmittelpunkt, so scheint dennoch die Stellung der Karpelle vor den Kronstamina bevorzugt. Die Fruchtblätter üben offensichtlich keinen Einfluß auf die spätere Lagebeziehung der Stamina am Blütenboden aus, da sie sich unterständig, im krugförmigen Blütenboden entwickeln.

Das Problem der Alternanz löst sich also in der Frage nach den günstigsten Platzverhältnissen (vgl. LEINS 1964 a, ECKERT 1966, GELIUS 1967). Das gilt auch für *Lagerstroemia*. Die epipetalen Primordialhöcker reichen bei dieser Art weiter zum Zentrum als die inneren Begrenzungen der Kelchstaubblätter; die Karpelle wölben sich in den größten Lücken, folglich episepal auf. Daß dadurch die abwechselnde Anordnung der Blütenglieder aufrecht erhalten bleibt, resultiert nur als sekundäre Erscheinung.

Die bei allen untersuchten Onagraceen epipetale Stellung der Fruchtblätter kann durch die Ausbildung von Kommissuralnarben überdeckt werden. Die Verteilung dieses bei *Epilobium* und *Clarkia* nachgewiesenen Merkmals sollte auf breiter Basis im Rahmen der Familie nachgeprüft werden; eine Aufgliederung der heterogenen Gattungsgruppe der *Onagreae* (RAVEN 1964) könnte dadurch vielleicht ermöglicht werden.

Die Natur des unterständigen Fruchtknotens und des verlängerten Gewebeabschnittes zwischen Gynoeceum und Staminalkreisen ist seit langer Zeit unvermindert heftig umstritten (vgl. DOUGLAS 1944, 1957). Nur die gegensätzlichsten Auffassungen seien hier erwähnt. Die Theorie, daß Epigynie durch congenitale Verwachsung der Basalabschnitte aller Blütenorgane entsteht, stützt sich vor allem auf leitbündelanatomische Ergebnisse (BONNER 1948, DOUGLAS 1954, SARKANY 1962). Ontogenetische Studien führen zu der Annahme eines Achsenbechers, an dem die Blütenorgane frei aufsitzen (LEINFELLNER 1941, 1954, TROLL 1957).

Bei fast allen Vertretern der vier bearbeiteten Familien tritt eine unterschiedlich starke Verlängerung der Gewebe zwischen Fruchtknoten und Staminalkreisen auf (Ausnahme: *Ludwigia*, *Epilobium*). Der Zeitpunkt ihres Ausbildungsbeginns variiert etwas: Bei den Myrtaceen setzt die Streckung schon mit der Aufspaltung der Primordialhöcker ein, bei Lythraceen, Punicaceen und den meisten Onagraceen erst nach der Ausdifferenzierung aller Blütenorgane. Er-

faßt dieser Wachstumsimpuls auch die Gewebe unter der Griffelbasis, so entsteht die stielartige Bildung bei *Circaea*.

Die Frage nach der morphologischen Wertigkeit des verlängerten Blütenbodens konnte bei den untersuchten Arten weder histologisch noch entwicklungsgeschichtlich eindeutig geklärt werden. Eine Beteiligung von Achsen- gewebe bei der interkalaren Streckung zwischen Fruchtknoten und Staminal- kreisen ist zwar wahrscheinlich; dafür spricht z. B. das Auftreten eines schon in sehr jungen Stadien stark konkaven Blütenscheitels, an dessen Innenflanken sich die Blütenorgane abgliedern. Eine sichere Beweisführung scheint hier jedoch nicht möglich: Die Verlängerung des Abschnittes zwischen Gynoeceum und Staubblättern ist eindeutig sekundärer Natur; das beweist der Zeitpunkt ihres Auftretens und ihre Histogenese. Eine Zuordnung der neu meristematischen Gewebeschicht oder ihre Ableitung von bestimmten Zellreihen läßt sich in diesen adulten Knospenstadien nicht mehr durchführen.

PANKOW (1966) versuchte an jungen Knospenstadien von *Oenothera* eine Trennung der Gewebe in Achse und congenital verwachsene Blütenglieder nach dem „Zellhabitus“ herauszuarbeiten. Diese Unterscheidung erscheint jedoch mehrdeutig. Die variierende Größe und Färbung der Zellschichten der inneren und äußeren Fruchtknotenwandung muß nicht auf einer qualitativen Zweiteilung beruhen, sondern kann auch alters- und vor allem funktionsbedingt sein.

Zuletzt sei noch eine weitere Betrachtung über den morphologischen Wert des unterständigen Fruchtknotens und des verlängerten Blütenbodens erwähnt. PURI bezeichnet 1952 diese Frage als Teil des vielleicht unlösbaren Problems, „as to where the axis ends and the leaf begins“. Dieses Problem ist „no longer of vital significance“. Der Autor stellt drei Schemata für eine mögliche Entwicklung der Epigynie auf, von denen sich zwei leitbündelanatomisch und histologisch völlig gleichen. Mit diesen Merkmalen läßt sich — nach PURI (l. c.) — bis heute die Entstehung der Unterständigkeit des Gynoeceums nicht aufklären. Auch diese Theorie fand heftigen Widerspruch (DOUGLAS 1957).

Solange ein Problem ungelöst erscheint, sollte das umstrittene Objekt eine morphologisch eindeutige und entwicklungsgeschichtlich neutrale Bezeichnung tragen. Dieser Forderung versuchten wir mit dem Ausdruck „Blütenboden“ gerecht zu werden.

IV. Systematischer Teil

In den meisten Systemvorschlägen werden die Myrtiflorae oder Myrtales s. l. als mehr oder weniger zusammenhängende Familiengruppe beschrieben (WETTSTEIN 1935, GUNDERSON 1950, CORE 1955, BENSON 1957, CRONQUIST 1957, TAKHTAJAN 1959, Soó 1961, MELCHIOR 1964). Sie steht den Rosales s. l. (Cunoniales) nahe und unterscheidet sich von ihnen vor allem durch den stets coenocarpen Fruchtknoten, die Tendenz zur Epigynie und das Auftreten intraxylären Phloems. Innerhalb der Myrtales s. l. werden allgemein enge Beziehungen

zwischen den in dieser Arbeit untersuchten Familien betont. TAKHTAJAN (l. c.) weist den Lythraceae einen mehr basalen Rang zu; ihnen stehen Punicaceae und Myrtaceae nahe, die Onagraceae nehmen eine „etwas isolierte Stellung“ ein.

Die Einheitlichkeit der bearbeiteten Familiengruppen läßt sich mit zahlreichen, aus der Literatur übernommenen Beispielen belegen (sie beziehen sich also nur auf Lythraceae, Punicaceae, Myrtaceae und Onagraceae).

Der Chemismus der hier beschriebenen Familien ist noch verhältnismäßig wenig untersucht. Das Vorkommen von Polyphenolen spricht einerseits für enge Beziehungen der Formenkreise untereinander, andererseits auch für ihre Nachbarschaft zu den Rosifloren (nach DAVIS und HEYWOOD 1963, HEGNAUER 1966).

Als gemeinsame anatomische Merkmale können (nach METCALFE & CHALK 1950), außer den bicollateralen Leitbündeln, paratracheales Holzparenchym (fehlt bei *Punica*), einfache Gefäßperforationen und gemischt-heterogene oder -homogene Holzstrahlen genannt werden (*Sambucus*-Typ und *Cercis*-Typ nach HUBER 1963). *Lagerstroemia* dagegen zeichnet sich durch einreihig homogene Holzstrahlen aus. Die Onagraceen weichen durch die Entwicklung der Spaltöffnungen nach dem spezialisierten Cruciferen-Typ von den übrigen Familien ab, deren Stomata sich nach dem Ranunculaceen-Typ ausbilden. Nur bei den Myrtaceen treten ausgeprägte Sekrethöhlen auf. BONNER schildert 1948, daß nach der Leitbündelanordnung im Blütenbereich zwischen den Onagraceae und den Lythraceae große Ähnlichkeit besteht.

In der Behaarung zeigen Lythraceae und Onagraceae größeren Formenreichtum als die Myrtaceae; die kahlen Punicaceae weichen dagegen etwas ab (nach HUMMEL & STAESCHE 1962).

MAURITZON betont 1939 (a, b) auf Grund seiner embryologischen Studien, daß Myrtaceae, Lythraceae und Punicaceae "form a group of closely related families, a relationship which is in no way disproved by the embryologic results". Lythraceae und Punicaceae zeigen in diesem Merkmalskomplex besonders auffällige Ähnlichkeit, während die Myrtaceae in den einzelnen Daten stärker variieren. MAURITZON bestätigte schon 1934 die von TISCHLER (1917) geforderten Beziehungen zwischen Onagraceen und Lythraceen. Er bezeichnet die Embryosackentwicklung der Lythraceae als Zwischenglied zwischen dem Normaltyp und dem für die Onagraceen charakteristischen *Oenothera*-Typ.

Diesen Befunden aus verschiedenen Untersuchungsbereichen, die insgesamt für $\pm$ enge Beziehungen zwischen den vier bearbeiteten Familien sprechen, sollen nun unsere blütenmorphologischen Ergebnisse in einer Tabelle gegenübergestellt werden. Diese zusammenfassende Übersicht ist nur deshalb möglich, weil die frühe Blütenentwicklung der untersuchten Arten innerhalb einer Familie sehr einheitlich verläuft. Die aufgeführten Merkmale beschreiben die wichtigsten, typischen ontogenetischen Daten für jeden Formenkreis.

Bei einer vergleichenden Zusammenschau, die die Ähnlichkeiten innerhalb der Familiengruppen herausstellen soll, stößt man zunächst auf das Pro-

Tabelle 1

Merkmale	Lythraceae	Punicaceae	Onagraceae	Myrtaceae
Anlage des Perianths	Kelch voraus-eilend, „Peri-anthrhöhre“	Kelch voraus-eilend	Kelch voraus-eilend	Kelch und Krone gleich-mäßig ent-wickelt
Wachstums-richtung des Perianths	zum Zentrum oder aufrecht	zum Zentrum	aufrecht	aufrecht
Kelchdeckung	klappig	klappig	klappig	imbrikat — quincuncial
Knospenlage u. Beschaf-fenheit der Krone	geknittert oder glatt, zart	geknittert, $\pm$ zart	glatt, zart	glatt, kräftig
Anlagefolge d. Einzel-stamina bei Polyandrie	zentrifugal (<i>Lagerstroemia</i>)	zentrifugal	—	zentripetal
Anlage der Stamina bei 2-kreisigem Androeceum	diplostemon	—	diplostemon	—
Wuchsrich-tung der Stamina	aufrecht oder später gebogen	aufrecht und später gebogen	aufrecht	basal zum Zentrum gekrümmt
Lage des Gynoeceums	perigyn	epigyn	epigyn	perigyn — epigyn
Anordnung der Karpelle bei Isomerie	episepal, epipetal	—	epipetal	—
Hypanthium	vorhanden	vorhanden	meist vorhanden	meist vorhanden

blem, welchen Merkmalen oder Merkmalskombinationen dabei der Vorrang gegeben werden soll.

Betrachtet man die Morphologie des Gynoeceums als entscheidend wichtig, so erscheint die Ausprägung der Epigynie oder zumindest einer Tendenz in dieser Richtung und die Verlängerung des Blütenbodens zwischen Fruchtknoten und Staminalkreisen für alle Sippen als durchgehendes Kennzeichen. Es korrespondiert mit den oben zitierten Befunden, die den Nachweis für enge phylogenetische Beziehungen der Familien untereinander zu erbringen suchen.

Betrachtet man die Anlagefolge der Staminalglieder bei sekundär polyandrischen Androeceen als wichtigsten systematischen Charakterzug, so

erfordert diese Annahme eine Zweiteilung der bearbeiteten Formengruppe. Mit dem Merkmal der Staubblattentwicklung korrespondiert offensichtlich auch die jeweils unterschiedliche Ausbildung des Perianths. Daß der Entwicklung der Blütenhülle taxonomische Bedeutung zukommt, wies GELIUS (1967) auch bei den Saxifragales s. l. nach: Hydrangeaceae und Saxifragaceae zeigen vergleichbare Unterschiede in der Anlage von Kelch und Krone.

Nach den in der obigen Tabelle zusammengestellten Ergebnissen stehen die Myrtaceen im Hinblick auf den Androeceal-Perianth-Merkmalskomplex der restlichen Familiengruppe $\pm$ isoliert gegenüber. Es lassen sich noch weitere abweichende Eigenschaften anführen: Die Pollenkörner der Lythraceae (besonders von *Lagerstroemia*) zeigen größere Ähnlichkeit mit denen der Cistales (LEINS, mündliche Mitteilung; vgl. ERDTMAN 1952), als mit den Pollen der Myrtaceae. Die Samen der Lythraceae und Onagraceae sind stärkerfrei, im Gegensatz zu den stärkehaltigen Embryonen der Myrtaceae (HUBER 1963).

Diese Gruppierung könnte — auch nach Kriterien im Sinne von CORNER (1946) und CRONQUIST (1957) — eine Aufgliederung der Myrtales s. l. erfordern. Eine Aufspaltung dieser Ordnung wurde schon früher versucht. HALLIER stellte 1913 auf Grund exomorphologischer Merkmale die „Onagrarieen“ zu den „Campanulaten und Passifloralen“ und lehnte phylogenetische Beziehungen dieser Sippen zu den Lythraceen ab. HUTCHINSON leitete 1959 die Myrtales von den Guttiferales und eine eigene Ordnung der Lythrales von den Caryophyllales ab.

Nach blütenmorphologischen Ergebnissen müßten die Lythraceae, Punicaceae und Onagraceae jedoch mehr an den Verwandtschaftsbereich der „Parietales“ angeschlossen bzw. in den „Guttiferenast“ (LEINS 1964 c) eingereiht werden.

Interessant und als Stütze für eine Aufteilung erscheint in diesem Zusammenhang die unterschiedliche Wuchsrichtung der Einzelstaubblätter polyandrischer Formen mit konkavem Blütenboden. Die starke Krümmung der zentripetal angelegten Stamina der Myrtaceen zum Blütenmittelpunkt hin findet sich auch bei verschiedenen Rosaceen (*Prunus*; *Spiraea*, nach PAYER 1857), aber auch bei den Hydrangeaceae (*Deinanthæ coerulea*, nach GELIUS 1967); im Gegensatz dazu entsprechen die aufrecht stehenden, zentrifugal ausdifferenzierten Einzelstamina bei *Punica* und *Lagerstroemia* der Ausrichtung der Androecealglieder bei *Paeonia* (HIEPKO 1964). Die letztgenannten drei Gattungen stimmen auch darin überein, daß die Spitzen der Petalen auf das Knospenzentrum hin ausgerichtet erscheinen, also schräg nach „unten“ wachsen.

Die Unterteilung der Myrtales s. l. und die Einbeziehung der Lythraceae, Punicaceae und Onagraceae in den Guttiferenast im weitesten Sinne steht im Gegensatz zu den eingangs aufgeführten, für alle Familien gleichen oder ähnlichen Merkmalsgruppen.

Die Frage, ob eine Aufgliederung der bisher als einheitlich betrachteten Familiengruppe erforderlich ist, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht entschei-

den werden. Die systematischen Ergebnisse dieser ontogenetischen Studie lassen sich, wie folgt, zusammenfassen:

1. Lythraceae und Punicaceae gleichen sich in ihrer frühen Blütenentwicklung weitgehend; die Übereinstimmung wird durch die zentrifugale Anlagefolge der Einzelstamina besonders betont.

Dieser Befund entspricht anatomischen und vor allem embryologischen Daten.

2. Auch die Onagraceae weisen in ihrem sehr einheitlichen Blütenbau Ähnlichkeiten mit den Lythraceae auf (vgl. *Ludwigia* und *Rotala*). Im allgemeinen sind sie deutlich abgrenzbar.

3. Die Myrtaceen weichen in allen wesentlich erscheinenden, untersuchten blütenmorphologischen Merkmalen von den übrigen bearbeiteten Familien, den Lythraceae, Punicaceae und Onagraceae ab.

V. Zusammenfassung

1. Die frühe Blütenentwicklung von 19 Arten aus vier Familien der Myrtales s. l. wurde untersucht.

2. Die Schichtenbeteiligung bei der Histogenese der Blütenglieder schwankt nach der Größe der Anlagen bzw. nach der Viel- oder Wenigzelligkeit ihrer Basisflächen.

3. In der Anlage des Perianths lassen sich zwei Typen unterscheiden:
a) Die Petalen folgen ohne nennenswerten zeitlichen Abstand auf die Sepalen, sie gleichen den Kelchblättern in Erscheinung und Entwicklung: Myrtaceae.
b) Die Petalen folgen mit großem zeitlichem Abstand auf die Sepalen und bleiben im Wachstum bis kurz vor der Anthese gehemmt: Lythraceae, Punicaceae, Onagraceae.

4. Der für die Lythraceae typische Tubusabschnitt zwischen Blütenhülle und Staminalkreisen stellt eine „Perianthröhre“ dar.

5. Die Außenkelchbildung bei zahlreichen Vertretern der Lythraceae wird als Emergenz der Verwachsungsstellen der Sepalen gedeutet (vgl. Kommissuralnarben).

6. Bei Polyandrie geht die Ausdifferenzierung der Einzelstamina fast stets von Bildungszentren aus. Die Primordialhöcker lassen sich mit Einzelphyllomen homologisieren, die durch Dédoublement vielgliedrig wurden. Nur bei *Punica* wird ein Ringwall ausgebildet.

7. Die verschiedene Entstehungsrichtung der Bündelglieder führt zu einer Unterteilung in zwei Gruppen mit a) zentripetaler Anlagefolge der Einzelstamina: Myrtaceae, b) zentrifugaler Anlagefolge der Einzelstamina: *Lagerstroemia*, *Punica*.

8. Dabei wird erneut nachgewiesen, daß keine direkte Abhängigkeit zwischen der Gestalt des Blütenscheitels und der Anlagefolge der Einzelstamina besteht.

9. Bei allen Formen mit zweikreisigem Androeceum erfolgt die Ausdifferenzierung der Staminalwirtel stets diplostemon.

10. Das obdiplostemone Erscheinungsbild beruht in jedem Fall auf primären Größenunterschieden und sekundären Wachstumsverschiebungen.

11. Die Verzögerung in der Anlage der Petalen, die obdiplostemone Ausbildung des Androeceums und das Auftreten eines Stamen-Petalum-Komplexes (nur bei *Ludwigia elegans*) können in dieser Familiengruppe als schrittweise Reduktion des Kronblatt-Kronstaubblatt-Segementes gedeutet werden.

12. Die Alternanzstörung in der Stellung der Fruchtblätter bei den Onagraceae läßt sich mit Hilfe der Hofmeister'schen Regel erklären.

13. Bei einigen Formen der Onagraceae konnten Kommissuralnarben nachgewiesen werden.

14. Für die Taxonomie der bearbeiteten Familien erscheint von Bedeutung, daß die Myrtaceae in nahezu keinem der hier untersuchten Merkmale mit den untereinander sehr ähnlichen Lythraceae und Punicaceae und den etwas isolierteren Onagraceae übereinstimmen.

Summary

1. In 19 species of Myrtales s.l. the early flower development has been studied.

2. The histogenesis of the organs of the flower shows different participation of cell layers, the relative number of cells in the basal plain of the primordia being the critical factor.

3. There are two types of perianth-development: a) Sepals and petals have no obvious temporal difference in their genesis; development and formation of both these organs are of the same kind in the Myrtaceae. b) In the Lythraceae, Punicaceae and Onagraceae the petals develop with a great temporal difference, shortly before anthesis.

4. The Lythraceae are characterized by a perianth tube between the whorls of calyx and corolla and the staminal whorls.

5. The epicalyx of many species of Lythraceae is interpreted as an emergence of the congenital fused sepals (compare with commissural stigma).

6. The development of individual stamens in a polyandric androecium mainly begins on basal protuberances. The polyandry results from a "dédoublement" of simple primordia. A circular primordium is developed only in *Punica*.

7. Two groups are indicated by a different direction of the single stamens arising on the basal protuberances with regard to the flower center: a) The individual stamens arising in centripetal direction: Myrtaceae. b) The individual stamens arising in centrifugal direction: *Lagerstroemia*, *Punica*.

8. It is shown that the rise of individual stamens does not directly depend on the formation of the floral apex.

9. The androecium of all taxa with two whorled stamens is actually diplostemonous.

10. In any case the obdiplostemonous appearance depends on primary differences of size and secondary changes in growth.

11. In this group of families the retarded genesis of petals, the obdiplostemonous appearance of the androecium and a stamen-petal-complex (only in *Ludwigia elegans*) is seen as a result of a successively reduced segment of petal and epipetal stamen.

12. The real interruption of alternation in the gynoeceium of Onagraceae can be explained by HOFMEISTER's rule.

13. Commissural stigmas have been found in some species of Onagraceae.

14. In a taxonomical point of view it is interesting that in characteristics concerned with, the closely related Lythraceae and Punicaceae and the somewhat isolated Onagraceae do apparently not agree with the Myrtaceae.

Literaturverzeichnis

- BAEHNI, C., & C. E. B. BONNER, 1949: La vascularisation du tube floral chez les Onagracées. — *Candollea* **12**, 346—359.
- BARCIANU, D. P., 1875: Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceen. — Schenk-Luerssen's Mitt. a. d. Gesamtgeb. d. Bot. **2**, 81—129.
- BAUM, H., 1951: Vorläuferspitzen im Blütenbereich. — *Österr. Bot. Z.* **98**, 28—291.
- BENSON, L., 1957: Plant classification. — Boston.
- BERG, O., 1857—1859: Myrtaceae. — In: MARTIUS, Flora brasiliensis **XIV/I**, 6, 513.
- BONNER, C. E. B., 1948: The floral vascular supply in *Epilobium* and related genera. — *Candollea* **11**, 277—303.
- BRAUN, M., 1957: Zur Kenntnis von *Epilobium*. II, Entwicklungsgeschichte des Sprosses. — *Planta* **50**, 250—264.
- CADET, C., 1954: Recherches sur la valeur morphologique de calicule chez les Lythracées. — *Bull. Sci. Bourgogne* **15**, 53—83.
- ČELAKOVSKÝ, L. J., 1875: Über den „eingeschalteten“ epipetalen Staubgefäßkreis. — *Flora* **58**, 481—489, 497—504, 513—524.
- 1894: Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. — *Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Kl. Prag* **III**, 1—142.
- CHEUNG, M., & R. SATTLER, 1967: Early floral development of *Lythrum salicaria* L. — *Canad. J. Bot.* **45**, 1609—1619.
- CHROMETZKA, P., 1967: Über die Entwicklung der Zellnaht zwischen den Kelchblättern von *Oenothera*. — *Österr. Bot. Z.* **114**, 46—50.
- CORE, EARL, L., 1955: Plant Taxonomy. — Englewood Cliffs, N. J.
- CORNER, E. H. J., 1946: Centrifugal stamens. — *J. Arnold Arb.* **27**, 423—437.
- CRONQUIST, A., 1957: Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. — *Bull. Jard. Bot. de l'Etat, Bruxelles* **27**, 13—40.
- DAVIS, P. H., & V. H. HEYWOOD, 1963: Principles of Angiosperm Taxonomy. — Edinburgh, London.
- DOUGLAS, G., 1944: The inferior ovary. — *Bot. Rev.* **10**, 125—186.
- 1957: The inferior ovary. — *Bot. Rev.* **23**, 1—46.
- ECKERT, G., 1966: Entwicklungsgeschichtliche und blütenanatomische Untersuchungen zum Problem der Obdiplostemonie. — *Bot. Jb.* **85**, 523—604.

- EGLER, F. E., 1951: The terminology of floral types. — Chron. Bot. **12**, 169—173.
- EICHLER, A. W., 1875—1878: Blüthendiagramme I und II. — Leipzig.
- ENDRESS, P. K., 1967: Systematische Studie über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Hamamelidaceen und Betulaceen. — Bot. Jb. **87**, 431—525.
- ENGLER, A., 1889: Angiospermen. — In: ENGLER, A., & K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 1. Leipzig.
- EEDTMAN, G., 1951: Pollenmorphology and plant taxonomy, Angiosperms. — Stockholm.
- GELIUS, L., 1967: Studien zur Entwicklungsgeschichte an Blüten der Saxifragales s. l. mit besonderer Berücksichtigung des Androeceums. — Bot. Jb. **87**, 253—303.
- GUNDERSEN, A., 1950: Families of Dicotyledons. — Waltham, Mass.
- GÜNTHER, W., 1905: Beitrag zur Anatomie der Myrtifloren. — Diss., Breslau.
- GUTTENBERG, H. VON, 1960: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. — Berlin.
- HAGEMANN, W., 1963: Die morphologische Sproßdifferenzierung und die Anordnung des Leitgewebes. — Ber. dt. Bot. Ges. **76**, 113—120.
- HALLIER, H., 1903: Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei ENGLERS Rosalen, Parietalen, Myrtifloren und in anderen Ordnungen der Dicotylen. — Abh. d. Naturwiss. V. Hamburg **18**, 3—98.
- HARA, H., 1953: *Ludwigia* versus *Jussieuia*. — J. Jap. Bot. **28**, 298 ff.
- HEEL, W. A. VAN, 1966: Morphology of the Androeceum in Malvales. — Blumea **13**, 182—394.
- HEGNAUER, R., 1966: Chemotaxonomie der Pflanzen, IV. — Basel.
- HIEPKO, P., 1964: Das zentrifugale Androeceum der Paeoniaceae. — Ber. dt. Bot. Ges. **77**, 427—435.
- 1965: Vergleichend morphologische Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae I und II. Bot. Jb. **84**, 359—426.
- HOFMEISTER, W., 1868: Allgemeine Morphologie der Gewächse. — Leipzig.
- HUBER, H., 1963: Die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren. — Mitt. Bot. Staatssamml. München **5**, 1—198.
- HUMMEL, K., & K. STAESCHE, 1962: Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie, IV/5, Berlin.
- HUTCHINSON, J., 1959: The families of Flowering Plants, I. Dicotyledons. — Ed. 2, Oxford.
- JAYAWERA, D. M. A., 1957: Variation in the Flower *Eugenia malaccensis* L. — J. Linn. Soc. Bot. London **55**, 721—728.
- KAUSSMANN, B., 1941: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. — Bot. Arch. **42**, 503—572.
- KOEHNE, E., 1885: Lythraceae monographice describuntur. — Bot. Jb. **6**, 1—48.
- 1903: Lythraceae. — In: ENGLER, A., Das Pflanzenreich **IV**, 17, 1—326.
- KOWALEWICZ, R., 1956: Entwicklungsgeschichtliche Studien an normalen und cruciaten Blüten von *Epilobium* und *Oenothera*. — Planta **46**, 569—603.
- LEINFELLNER, W., 1941: Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsen-blättrigen Gynoeceums an sich. — Bot. Arch. **42**, 1—43.
- 1954: Die Kelchblätter auf unterständigen Fruchtknoten und Achsenbechern. — Österr. Bot. Z. **101**, 315—327.
- 1965: Über die Kronblätter der Frankeniaceae. — Österr. Bot. Z. **112**, 44—55.
- LEINS, P., 1964 a: Entwicklungsgeschichtliche Studien an Ericales-Blüten. — Bot. Jb. **83**, 57—88.
- 1964 b: Die frühe Blütenentwicklung von *Hypericum hookerianum* WIGHT. & ARN. und *H. aegyptiacum* L. — Ber. dt. Bot. Ges. **77**, 112—123.
- 1964 c: Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. — Ber. dt. Bot. Ges. **77** (21. Generalversammlung), 22—26.

- 1965: Die Infloreszenz und frühe Blütenentwicklung von *Melaleuca nesophila* F. MUELL. (Myrtaceae). — *Planta*, **65**, 195—204.
- 1967: Die frühe Blütenentwicklung von *Aegle marmelos* (Rutaceae). — *Ber. dt. Bot. Ges.* **80**, 320—325.
- LUDWIG, A., 1952: Der Fruchtknotenbau der Myrtaceae und seine Bedeutung für die Gliederung der Familie. — *Diss.*, München.
- MAURITZON, J., 1934: Zur Embryologie einiger Lythraceae. — *Acta Horti Goteburgensis*, **IX**, 1—21.
- 1939 a: Contributions to the embryology of the orders Rosales and Myrtales. — *Lund Univ. Årsskr. N. F. II*, **35** (2), 1—120.
- 1939 b: Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. — *Lunds Univ. Årsskr. N. F. II*, **35** (15), 1—70.
- MELCHIOR, H., 1964: Myrtiflorae. — In: *Syllabus der Pflanzenfamilien II*, 12. Aufl., Berlin.
- MERXMÜLLER, H., & P. LEINS, 1967: Die Verwandtschaftsbeziehungen der Kreuzblütler und Mohngewächse. — *Bot. Jb.* **86**, 113—129.
- METCALFE, C. R., & L. CHALK, 1950: *Anatomy of the Dicotyledons*, I, II. — Oxford.
- NIEDENZU, F., 1893: Punicaceae, Myrtaceae. — In: ENGLER, A., & K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, II, 7., Leipzig.
- PANKOW, H., 1966: Histogenetische Untersuchungen an den Blüten einiger *Oenothera*-Arten. — *Flora, Abt. B, Morphologie und Geobotanik* **156**, 122—132.
- PARKIN, J., 1955: A plea for simpler gynoecium. — *Phytomorphology* **5**, 46—57.
- PAYER, J. B., 1857: *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. — Paris.
- PURI, V., 1952: Floral anatomy and inferior ovary. — *Phytomorphology* **2**, 122—129.
- RAIMANN, R., 1893: Onagraceae. — In: ENGLER, A., & K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, II/7. Leipzig.
- RAUH, W., & H. REZNIK, 1951: Histogenetische Untersuchungen an Blüten und Infloreszenzachsen, I. Teil. — *Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abh.* **3**, 1—71.
- RAVEN, P. H., 1964: The generic subdivision of Onagraceae tribe Onagreae. — *Brittonia* **16**, 276—288.
- SARKANY, S., 1962: Organisation des Stempels und der Spaltfrucht von *Foeniculum vulgare* MILL. und die Frage des sog. unterständigen Fruchtknotens. — *Ann. Univ. Sci. Budapest* **5**, 193—224.
- SATTLER, R., 1962: Zur frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung der Primulales s. l. mit besonderer Berücksichtigung der Stamen-Petalum-Entwicklung. — *Bot. Jb.* **81**, 358—396.
- Soó, R., 1961: The present aspect of the evolutionary history of Telomophyta. — *Ann. Univ. Sci. Budapest* **4**, 167—178.
- STROEBEL, F., 1925: Die Obdiplostemonie in den Blüten. — *Bot. Arch.* **9**, 210—224.
- TAKHTAJAN, A., 1959: Die Evolution der Angiospermen. — Jena.
- TISCHLER, G., 1917: Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks bei *Lythrum salicaria* L. — *Ber. dt. Bot. Ges.* **35**, 233—246.
- TROLL, W., 1957: *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, II. Teil: Die blühende Pflanze. — Jena.
- WETTSTEIN, R., 1935: *Handbuch der systematischen Botanik*. — 4. Aufl., Wien.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 20. Mai 1968.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. BARBARA OBERWINKLER, geb. MAYR, Institut für Systematische Botanik der Universität München, 8000 München, Menzinger Straße 67.

Lebenslauf

Am 21. 2. 1943 wurde ich in Augsburg als erste Tochter des Dipl.-Ing. FRITZ MAYR (verstorben 2. 9. 1966) und seiner Ehefrau CENTA MAYR, geb. SCHEURER, geboren.

In Göggingen bei Augsburg besuchte ich von 1949 bis 1955 die Volksschule und trat im September 1955 in die 3. Klasse des Deutschen Gymnasiums Maria Stern, Göggingen, über. Im Juni 1962 bestand ich die Reifeprüfung.

Im Oktober des gleichen Jahres wurde ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München immatrikuliert. Während elf Semestern belegte ich Vorlesungen und Praktika in Botanik, Zoologie, Genetik, Chemie und Geographie.

Seit Sommer 1965 arbeitete ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. H. MERXMÜLLER an meiner Dissertation.

